Über die
Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

Von

WILHELM LAMPRECHT
aus Berlin-Friedenau

Tag der Promotion: 21. November 1918.

Berlin
Gebrüder Borntraeger
1918

Über die
Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Von

WILHELM LAMPRECHT
aus Berlin-Friedenau

Tag der Promotion: 21. November 1918.

Berlin
Gebrüder Borntraeger
1918

Referenten:

Professor Dr. G. Haberlandt,
Professor Dr. A. Engler.

Die Arbeit erscheint zugleich im I. Band 4. Heft der Beiträge zur Allgemeinen Botanik.
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin und Leipzig.
1918.

I. Einleitung.

Über die Kultur künstlich isolierter vegetativer Zellen von höher entwickelten Pflanzen hat G. Haberlandt[1]) schon 1902 in den Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften zu Wien Mitteilungen gemacht. Pflanzenzellen, die durch Zerzupfen isoliert worden waren, wurden in verschiedenen Nährlösungen gezogen. Die Ergebnisse der Kulturversuche ließen Einblicke tun in das Leben der Zelle als Elementar-Organismus; sie wiesen aber auch auf die Wechselbeziehungen hin zwischen der Einzelzelle, dem Elementar-Organismus, und der Vielheit der Zellen, dem Gesamtorganismus. Bemerkenswert und auffällig war, daß die kultivierten Zellen, z. B. Palisaden- und Schwammparenchymzellen von *Lamium purpureum* L., Zellen der Staubfadenhaare von *Tradescantia virginica* L., obgleich sie bisweilen beträchtliches Wachstum zeigten, sich niemals teilten.

Um nun auch Zellteilungen zu erzielen und vor allem, um die physiologischen Bedingungen ihres Auftretens zu untersuchen, änderte Haberlandt in neueren Untersuchungen[2]) die Methode. Es wurden nicht mehr Einzelzellen kultiviert, sondern Gewebefragmente. Ausgeführt wurden die Versuche zunächst mit Ge-

1) G. Haberlandt, Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wiss. in Wien, math.-naturw. Kl. III B. 1902.

2) G. Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzungsber. der K. Preuß. Ak. d. Wiss., phys.-math. Kl., 1913, XVI, Seite 318—345.

webestückchen der Kartoffelknolle. Haberlandt suchte dabei zwei Fragen zu beantworten:

1. „wie klein die Gewebestückchen sein können, um noch eine Zellteilung zu erfahren, die bei mechanischen Verletzungen der Organe zur Wundkorkbildung führen oder die Kallusbildung begleiten";

2. „ob in den kultivierten Zellkomplexen ganz bestimmte Gewebearten vertreten sein müssen, damit es in ihnen zur Zellteilung kommen könne".

Schon die ersten Versuche führten dazu, nicht auf die Kleinheit der kultivierten Gewebestücke an sich, sondern auf die in ihnen enthaltenen Gewebearten das Augenmerk zu richten. Dabei ergab sich die interessante Tatsache, daß Zellteilungen in kleinen Gewebestücken fast ausnahmslos nur dann eintraten, wenn in ihnen ein Teil eines Leitbündels, der allerdings nicht zu kurz sein durfte, enthalten war. Das Hadrom konnte fehlen; die Anwesenheit des Leptoms genügte, um Zellteilungen hervorzurufen. Besondere Versuche zeigten, daß der Einfluß des Leptoms nur auf einem hinsichtlich seiner chemischen Beschaffenheit noch unbekannten Reizstoffe beruhen könne, der vermutlich in den Geleitzellen der Siebröhren gebildet wird.

Zu den gleichen Ergebnissen kam Haberlandt bei einer dritten Arbeit [1]), in der Kulturversuche mit Gewebestückchen aus Stengelteilen von *Sedum spectabile* Boreau und *Althaea rosea* Cavan, und mit Gewebestückchen der Kohlrabiknolle *(Brassica oleracea* var. *gongylodes* L.*)* geschildert werden.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war es nun, zu untersuchen,

1. ob sich Blattstückchen kultivieren lassen;
2. ob dabei Zellteilungen eintreten;
3. wie klein die Blattstückchen sein können, die noch Zellteilungen zeigen;
4. ob sich auch hier ein Einfluß der Gefäßbündel, vielleicht speziell des Leptoms, nachweisen läßt.

II. Untersuchungsobjekte.

Wenn Blattstücke, die vom Gesamtorganismus losgelöst sind, kultiviert werden sollen, so müssen ihre Zellen hinreichend turges-

1) G. Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung, 2. Mittlg. Sitzungsber. d. K. Preuß. Ak. d. Wiss., phys.-math. Kl., 1914, XLVI, Seite 1096—1111.

zent bleiben. Sollen auch Zellteilungen möglich sein, so sind in den Zellen ausreichend viel plastische Baustoffe nötig, wobei es auch nicht ausgeschlossen erscheint, durch Kultur in verschiedenen Nährlösungen die erforderlichen Baustoffe den Blattstückchen von außen zuzuführen.

Natürlich versprachen Blätter, die im ausgewachsenen Zustand auf eine Verletzung durch Bildung von Wundkork reagieren, bei der Kultur kleiner Stückchen am ehesten den Eintritt von Zellteilungen.

Diese Überlegungen führten zur Auswahl bestimmter Pflanzen. In Betracht kamen hauptsächlich sukkulente Gewächse und solche, deren reiche Wundkorkbildung nach Verletzungen bekannt war.

So begann ich denn meine Versuche mit *Bryophyllum crenatum* Baker, *Peperomia resedaeflora* André und *Clivia nobilis* Lindl.

Als geeignet erwies sich nur *Bryophyllum crenatum*. Es besitzt dicke saftstrotzende Blätter, die reich mit Stärke angefüllt sind. Später experimentierte ich mit *Bryophyllum calycinum* Salisb., das ich dann ausschließlich zu den Versuchen benutzte. Das Blatt ist bei dieser Art bedeutend größer und dicker, es erzeugte leichter und besser Wundkork als *Br. crenatum*.

Auch andere Pflanzen aus der Familie der Crassulaceen benutzte ich zu meinen Versuchen. Als besonders geeignet zeigten sich noch: *Kalanchoe glandulosa* Hochst, *Crassula falcata* Willd., *Crassula perfoliata* L.

Minder gute Resultate gaben: *Kalanchoe Welwitschii* Britten, *Crassula arborescens* Willd., *Echeveria secunda* Booth, *Sedum dendroideum* Moc. et Sesse, *Sempervivum canariense* L..

Peperomia resedaeflora versagte, vielleicht wegen noch unvollkommener Methodik der Kultur, vielleicht wegen der geringen Größe und Dicke der Blätter. Beim Suchen nach geeigneten Blättern fielen mir bald stattlichere Peperomien auf, die ich dann in reichem Maße zu den Untersuchungen verwandte. Es waren vor allem die Spezies: *Peperomia incana* A. Dietr., *Peperomia marmorata* Hook., *Peperomia amplexicaulis* A. Dietr., *Peperomia magnoliaefolia* A. Dietr.

Eine Anzahl Pflanzen, die nach Bretfelds Untersuchungen [1]) Verletzungen durch Wundkorkbildung heilen, zeigten diesen Vor-

1) Bretfeld, Über Vernarbung und Blattfall. Pringsheims Jahrbücher, XII, 1879—1881, S. 133—146.

gang nur, wenn das Blatt noch in Verbindung mit der Pflanze stand, höchstens noch, wenn ein ganzes, etwas verletztes Blatt kultiviert wurde, nie aber bei Kultur kleinerer Blattstücke. Dahin gehörten: *Rhoeo discolor* Hance, *Aloe arborescens* Mill., *Gasteria verrucosa* Duval, *Haworthia rugosa* Baker, *Sansevieria guineensis* Willd., *Haemanthus albiflos* Jacqu., *Clivia nobilis* Lindl., *Furcraea (Fourcroya) gigantea* Vent., *Mesembrianthemum linguiforme* DC., *Begonia Rex* Putz.

III. Versuchsanordnung.

Die zu untersuchenden ausgewachsenen Blätter wurden zunächst sorgfältig gereinigt, um die Infektion der Kulturen durch Mikroorganismen auf ein Mindestmaß zu beschränken. Ebenso sterilisierte ich gründlich alle zur Herstellung der Kulturen nötigen Geräte, Schalen, Skalpelle, Pinzetten, Nadeln. Auf einer während der Benutzung möglichst oft gereinigten Glasplatte zerlegte ich dann die Blätter schnell mit einem Skalpell in mehr oder minder quadratische Plättchen von verschiedener Größe; ihre Seitenlänge betrug 5—10 mm. Doch wurden auch stets in derselben Kultur größere Stückchen bis zu 15 × 15 mm und kleinere bis zu 1 × 1 mm zu Vergleichszwecken gezogen.

Die Dicke der Blattstückchen war bei dem ersten Teil der Kulturen gleich der natürlichen Dicke des Blattes. Jedes dieser Stückchen enthielt alle im ganzen Blatt vorkommenden Gewebebestandteile, also beide Epidermen, Palisadenzellen, Schwammparenchym, bei *Peperomia* auch noch Wassergewebe. In jedem fanden sich natürlich auch Gefäßbündel.

In einer Anzahl von Kulturen waren die Blattstückchen nicht in ihrer natürlichen Dicke erhalten. So war z. B. bei einigen Versuchen eine der beiden Epidermen, oder es waren auch beide Epidermen entfernt worden. Bei anderen Versuchen waren die Blattstückchen parallel zu beiden Epidermen der Länge nach so halbiert, daß die eine Lamelle die Gefäßbündel enthielt, die andere nicht. Beide Lamellen wurden dann in derselben Schale kultiviert und zwar entweder neben- oder aufeinander. Diese Kulturen wurden verhältnismäßig feucht gehalten. Dadurch wurde erreicht, daß der Zellsaft, der aus den verletzten Zellen ausgetreten war und sich noch zwischen den beiden aufeinandergelegten Lamellen befand, nicht verdunstete, sondern erhalten blieb. Die gleichen

Versuche wurden auch noch mit der Abänderung ausgeführt, daß die beiden Teile der Blattstückchen mit 2prozentigem Agar aufeinandergeklebt wurden.

Sofort nach dem Zerschneiden wurde jedes Stückchen in eine Petrischale getan und zwar so, daß das basale Ende aufstand. Auf dem Boden der Schale lag bei den ersten Versuchen ausgekochtes nasses Fließpapier. Um das Umfallen der Blattstückchen zu verhindern, wurden noch mehrere Streifen mehrfach zusammengefalteten Fließpapieres dazwischen gelegt.

Da aber durch das dichte seitliche Anliegen des Papieres die Transpiration zu stark eingeschränkt wurde, so ging ich bald von seiner Verwendung ab. Ich schüttete nun Sand, der eine Stunde lang im Sterilisator bei ca. 120° erhitzt worden war, auf den Boden der Schale. In ihn wurden die Stückchen ganz leicht hineingedrückt. Zu tiefes Eindrücken schadete auch hier wahrscheinlich durch Hinderung der Transpiration.

Zur Anfeuchtung des Filterpapieres beziehungsweise des Sandes dienten am Anfang verschiedene Nährlösungen, z. B. 1—2prozentige Rohrzuckerlösungen, Knopsche Nährstofflösung, dieselbe Lösung mit 1—2prozentigem Rohrzuckerzusatz. Später wurde nur noch reines Leitungswasser benutzt, da ich die Erfahrung gemacht hatte, daß Nährlösungen, besonders Rohrzucker, nur die Entwicklung der trotz aller Vorsicht oft genug eingedrungenen Bakterien und Pilzsporen begünstigten, ohne den Blattstückchen zu nützen. Filterpapier und Sand wurden natürlich immer feucht gehalten. Die Blattstückchen selbst wurden nicht benetzt.

Die Schalen blieben z. T. offen stehen, z. T. schwebten die Deckel, von drei Korken gestützt, 1 cm über den Schalen, z. T. waren sie geschlossen. Die Schalen waren meist frei im Laboratorium aufgestellt; einige befanden sich auf Porzellantellern, deren Boden mit Wasser bedeckt und über die eine Glasglocke gestülpt war. Unter ihr standen die Kulturen dann wieder offen oder geschlossen. Auf diese Weise wurde der jeder Kultur und jedem Objekt günstige Feuchtigkeitsgehalt der Luft erprobt und reguliert. Diese Regelung der Luftfeuchtigkeit war das Schwierigste bei der Kultur, aber auch von größter Bedeutung.

Günstig für die Entstehung des Vernarbungsgewebes war meist ein mittlerer Feuchtigkeitsgehalt der Luft. Bei zu großer Feuchtigkeit faulten die Stückchen leicht, bei zu geringer war

die Transpiration zu groß und hinderte das Auftreten von Zellteilungen. Doch ertrugen die Blattstückchen, besonders dann, wenn überhaupt erst die Wandbildung einsetzte, leichter Trockenheit als zu große Feuchtigkeit. Zu den gleichen Ergebnissen kamen auch Kny [1]), Figdor [2]), Frank [3]) und Olufsen [4]) bei ihren Untersuchungen über die Wundkorkbildung an Kartoffelknollen.

Alle Kulturschalen wurden dem diffusen Tageslicht ausgesetzt; die Fenster des Versuchsraumes gingen nach Norden. Die Temperatur des Versuchsraumes betrug im Sommer und Winter im Durchschnitt 20° C.

Die Gesamtzahl der Kulturen, an denen ich meine Ergebnisse gewann, betrug 124. Darunter waren 65 Kulturen mit Blattstückchen verschiedenster Größe, an denen beide Epidermen erhalten waren. In 59 Kulturen waren die Blattstückchen tangential gespalten und die Lamellen nun neben- oder aufeinandergelegt. In jeder dieser Kulturen befanden sich 20—25 Blattstückchen. Sie standen unter täglicher Kontrolle. Mit der Untersuchung wurde am 3.—5. Tage begonnen. Die einzelnen Stückchen wurden meist mit dem Rasiermesser, seltener mit dem Mikrotom in Schnitte zerlegt, die dann der Reihe nach gemustert wurden.

Ergebnisreich waren besonders die Transplantationsversuche. Zuerst versuchte ich es mit der einfachsten Form der Transplantation, der Replantation. Mit einem Rasiermesser wurden dünne Lamellen, die kein Gefäßbündel enthielten, in der Größe von rund 5 mm Durchmesser von der Ober- oder Unterseite des Blattes abgetragen und gleich wieder auf dieselbe Stelle aufgelegt. Der Rand wurde mit verschiedenen Mitteln abgedichtet, um ein Verdunsten des durch den Wundschnitt ausgetretenen Zell-

---

1) Kny, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XIV, 1896, S. 155. „Knollenhälften, die von halbfeuchter Luft umgeben waren, bildeten am raschesten und reichlichsten Wundkork."

2) Figdor, Experimentelle und histologische Studien über die Erscheinungen der Verwachsung im Pflanzenreich. Sitzungsber. d. k. Ak. d. Wiss. z. Wien, 1891, Bd. 100, S. 186. „Die Peridermbildung bei der Kartoffelknolle wird im dampfgesättigten Raum verlangsamt."

3) Frank, Die Krankheiten der Pflanzen, 1895, Bd. I, S. 63. Übermäßige Feuchtigkeit bedingt „tief eingreifende Zersetzungserscheinungen" und hindert dadurch die Peridermbildung.

4) Olufsen, Untersuchungen über Wundperidermbildung an Kartoffeln. Beihefte z. Bot. Centralblatt, XV. Bd., 1903, S. 294.

saftes und das Eindringen von Parasiten zu verhindern. Vaselin und Schweinefett erwiesen sich als nicht geeignet. Einmal preßten sie die Ränder des Transplantats nicht fest auf die Unterlage, zum andern drangen sie in die Wunde ein, verschmierten den Schnitt und verhinderten die Bildung eines Vernarbungsgewebes auf beiden Seiten.

Besser ging es, wenn die ganze Stelle mit Papier oder Leukoplast überklebt wurde. Am brauchbarsten erwies sich außer Kakaobutter vor allem Paraffin mit niedrigem Schmelzpunkt, das auch schon Crampton [1]) bei seinen Transplantationsversuchen mit Schmetterlingspuppen benutzt hatte. Es preßte die Wundränder fest aufeinander, ohne in die Wunde einzudringen.

Bei einigen Versuchen klebte ich auch die abgelösten Lamellen mit 2prozentigem Agar auf. Hier konnte eine Paraffinabdichtung fehlen.

Eine weitere Reihe von Versuchen legte ich so an, daß ich kleine Lamellen gleicher Größe und Form von zwei Blättern des gleichen Individuums abhob, diese Stückchen nun aber nicht auf ihren alten Platz zurücklegte, sondern beide vertauschte und jedes Stück auf eine fremde Unterlage brachte. Das war also nach der Giardschen Terminologie eine autoplastische Transplantation.

Der nächste Schritt führte mich zu homoioplastischen Transplantationen. Hier wurden Lamellen von den Blättern zweier Individuen der gleichen Art abgehoben, die beiden Stückchen vertauscht und auf jede Unterlage das fremde Stückchen aufgelegt.

Schließlich wagte ich mich auch an heteroplastische Transplantationen. Die Lamellen, die bei diesen Versuchen vertauscht und überpflanzt wurden, stammten von Pflanzen, die nicht zur gleichen Art, höchstens zur gleichen Gattung gehörten, ja mehrmals zählten sie sogar zu anderen Familien.

Im ganzen führte ich an 61 Pflanzen sehr verschiedener Arten Transplantationsversuche aus. An jedem der ausgewachsenen Blätter dieser Pflanzen wurden ein bis mehrere Transplantationen vorgenommen, so daß also ein umfangreiches Material zur Verfügung stand. Die Untersuchung jedes Transplantats wurde in der schon erwähnten Weise vorgenommen.

Die Zeichnungen wurden mit dem Abbeschen Zeichenapparat

---

1) Crampton, An experimental study upon Lepidoptera. Arch. f. Entwicklungsmechanik, 1900, Bd. IX.

angefertigt. Zur Untersuchung benutzte ich meist Zeiß Objektiv C und Okular 2, deren Verbindung eine 125fache lineare Vergrößerung ergibt. Die wenigen zur Veröffentlichung bestimmten Zeichnungen wurden photographisch verkleinert.

IV. Spezieller Teil.

1. Blätter der Gattung *Peperomia* Ruiz et Pav.

A. Anatomie des Blattes.

Zu meinen Untersuchungen verwandte ich vor allem die Arten *Peperomia incana* A. Dietr., *P. marmorata* Hook., *P. amplexicaulis* Ä. Dietr., *P. magnoliaefolia* A. Dietr..

Die Blätter von *P. incana* sind kreis- oder eiförmig, auf der Unterseite etwas heller und mehr gelblichgrün gefärbt. Auffällig ist die weiche und sammetartige Behaarung, die der ganzen Pflanze ein graufilziges Aussehen gibt. *P. marmorata* hat schildförmige Blätter, deren Blattstiel unterhalb der Mitte der Längsachse des Blattes inseriert ist. Die Unterseite ist gelblichgrün, die Oberseite weißgrün gefärbt mit einer längs den Hauptnerven verlaufenden dunkelgrünen Zeichnung; bei ihr sind die Blätter kahl. *P. amplexicaulis* hat sehr derbe eiförmige Blätter; Ober- und Unterseite sind kahl, die Oberseite ist dunkel, die Unterseite hellgrün. *P. magnoliaefolia* hat endlich langgestielte verkehrteiförmige oder spatelförmige Blätter. Die Oberseite ist dunkelgrün mit einer hellgrünen Zeichnung über den Hauptnerven, die Unterseite hellgrün.

Die Blätter[1]) dieser Arten zeichnen sich durch eine auffällige Dicke aus. Bei *P. incana* sind sie ungefähr 2,0 mm, bei *P. amplexicaulis* 1,5 mm, bei *P. magnoliaefolia* 0,9—1,2 mm, bei *P. marmorata* 0,8—0,9 mm dick. Was den Blättern zu dieser Dicke verhilft, ist die reiche Ausbildung eines oft vielschichtigen Wassergewebes auf der Oberseite[2]). Die hohe Zahl der Zellschichten und die beträchtliche Größe der einzelnen Zellen in den inneren

1) Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, 1899, S. 776 ff., und Ergänzungsband, 1908, S. 273 ff. — Beinling, Untersuchungen über die Entstehung der adventiven Wurzeln und Laubknospen an Blattstecklingen von *Peperomia*. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, 1879, Bd. III, S. 32 ff. und Tafel IV.

2) Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsheims Jahrbücher, Bd. VIII, 1871/72, S. 16 und Tafel VI.

Zellagen verleihen der Epidermis mit dem Wassergewebe eine so bedeutende Mächtigkeit, daß beide zusammen bei *P. incana*, *P. marmorata* und *P. magnoliaefolia* ebenso dick wie die übrigen Gewebe des fleischigen Blattes sind, während sie bei *P. amplexicaulis* diese weit übertreffen. Bei *P. incana* hat das Wassergewebe eine Dicke von 7 oder mehr Zellschichten. Sein äußerer Teil besteht aus kleinlumigen, sein innerer aus großlumigen Zellen. Entsprechend ihrer Funktion als Wasserspeicher besteht ihr Inhalt hauptsächlich aus Zellsaft, und nur spärlich finden sich im plasmatischen Wandbelag Chlorophyll- und Stärkekörner. Die Zellwände sind fast immer dünn. Nur bei *P. incana* sind die Wände der untersten Schicht, die dem Palisadengewebe aufliegen, etwas verdickt, bei *P. magnoliaefolia* sind sie deutlich collenchymatisch. Das Palisadengewebe ist ein-, höchstens zweischichtig. Es bildet eine dünne Lamelle von 40—50 μ Dicke. Jede Palisadenzelle enthält reichlich Chlorophyllkörner, meist auch je eine Druse von Calciumoxalat, das auch im Schwammparenchym in Gestalt von Raphiden und Einzelkristallen vorkommt. Das Schwammparenchym, das einen dichten Bau aufweist, ist wieder mächtig ausgebildet und umfaßt ungefähr 9—12 Zellagen. Es enthält zu allen Jahreszeiten viel Stärke, besonders reichlich unmittelbar unter dem Palisadengewebe. Die Gefäßbündel liegen dicht unter diesem. Auf Querschnitten beträgt die Entfernung zwischen den einzelnen Bündeln ungefähr 0,5—0,7 mm.

Die Spaltöffnungen[1]), die von kranzförmig angeordneten Epidermiszellen umgeben sind, finden sich nur auf der Unterseite. Häufig sind Hydathoden, besonders bei *P. magnoliaefolia* und *P. amplexicaulis*. Sie sind etwas in die Epidermis eingesenkt und bestehen aus einer der Epidermis angehörigen Basalzelle, einer kurzen Stielzelle und schließlich einer halbkugelförmigen Endzelle[2]).

Als Exkret kommt außer dem Calciumoxalat noch ätherisches Öl vor, das sich in Exkretbehältern, die besonders häufig unter der Epidermis des Wassergewebes, aber auch unter der des Schwammparenchyms, ja sogar tief im Schwammparenchym un-

---

1) Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Ztg., 1892, S. 555.

2) Haberlandt, Über Bau und Funktionen der Hydathoden. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. VII, 1894, S. 370. — Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, IV. Aufl., 1909, S. 447.

mittelbar am Palisadengewebe liegen[1]). Der Öltropfen, der bald hellgelb, bald farblos ist, findet sich in einer beutelförmigen Aussackung der Zellwand, wie es besonders gut bei *P. magnoliaefolia*, deren Blätter bei jeder Verletzung auch stark aromatisch duften, zu sehen ist[2]). Bei dieser Pflanze haben die subepidermalen Öltropfen der Blattoberseite übrigens eine Nebenfunktion, sie dienen wahrscheinlich als Lichtkondensoren für die in hohem Maße euphotometrischen Laubblätter[3]).

B. Die Zellteilungen und die Bildung eines Vernarbungsgewebes in den Blattstückchen.

a) Das Verhalten gewöhnlicher Blattstücke.

Wurden die Blattstückchen nach drei Tagen untersucht, so zeigten sie zuerst nur ein Zusammenfallen der Überreste der durchschnittenen Zellschichten. Bei ziemlich trockner Kultur machte sich schon zu dieser Zeit ein deutliches Vertrocknen und Braunwerden der Reste bemerkbar[4]). Diese trockene Schicht bildete den ersten geringen Schutz der Wunde gegen zu starke Transpiration und gegen das Eindringen von Schmarotzern.

Bei vielen Blattstückchen kam es zu keinen weiteren Veränderungen, sie gingen dann zugrunde. In der Regel begannen aber die Blattstückchen bald mit der Bildung eines Vernarbungsgewebes.

Das auffälligste Kennzeichen einer beginnenden Vernarbung war ein parallel der Wundfläche auftretender heller schmaler Streifen in einer Zellschicht, die in den einzelnen Stückchen ver-

---

1) Zacharias, Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. Bot. Ztg., 1879, S. 624. — Bokorny, Über die „durchsichtigen Punkte" in den Blättern. Flora 1882, S. 365. — Solereder, Über Sekretzellen in den Piperaceen. Englers Bot. Jahrbücher, Bd. X, S. 509.

2) Berthold, Studien über Protoplasma-Mechanik, Leipzig 1886, S. 25. — Rudolf Müller, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Ölbehälter. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1905, Bd. XXIII, S. 297.

3) Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905, S. 116. — Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, IV. Aufl., S. 476.

4) Lindemuth, Vegetative Bastarderzeugung durch Pfropfung. Thiels Landw. Jahrbücher 1878, Heft 5. — Figdor, a. a. O., S. 197. — Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, S. 58. — Kabus, Neue Untersuchungen über Regenerationsvorgänge bei Pflanzen. Cohns Beitr. zur Biologie der Pflanzen, 1912, Bd. XI, S. 13.

schieden weit von der Schnittfläche entfernt lag. Er zeigte sich bei *Peperomia* durchschnittlich am vierten Tage. Ungefähr am sechsten Tage trat dann in jeder Zelle dieser Schicht eine Querwand auf. Ihr folgten in unregelmäßigem Abstande weitere Querwände in zentripetaler Folge.

Stets standen nun diese Wände parallel zur Wundfläche. Es waren „perikline" Wände. Dieser Parallelismus ging soweit, daß jede unregelmäßige Schnittführung, die nach einigen Tagen infolge der Kollabierung der der Wunde benachbarten Zellen mikroskopisch kaum noch zu sehen war, sich im Verlauf des Vernarbungsgewebes deutlich markierte. Etwas unregelmäßig wurde die Stellung der Teilungswände nur dort, wo sie vom Mesophyll zur Epidermis übergingen. Hier entstand oft ein kleiner Bogen.

Eine zweite auffällige Eigenschaft des Vernarbungsgewebes war seine Lückenlosigkeit, die dadurch zustande kam, daß unter der Wundfläche Zelle für Zelle eine bestimmte Anzahl von Wänden bildete und keine Zelle überschlagen wurde.

Die Lage der Initialzellen war unregelmäßig. Die über ihnen liegenden Schichten blieben noch eine geraume Zeit am Leben, um dann aber den Turgor zu verlieren und auszutrocknen. Dann sah es so aus, als sei die Zellage unter der Wunde die Initialschicht, wie es De Bary[1]) in seiner Vergleichenden Anatomie beschreibt: „bei Wundverschluß ist in der Regel diejenige Parenchymlage initiale Schicht, welche zunächst innen von den durch die Verwundung verletzten Zellen liegt; doch kommen hiervon Ausnahmen vor, indem eine tiefer innen liegende Schicht zur Korkinitialen werden kann."

Das war nun in ber Tat sehr häufig der Fall. Besonders trat mir das in einigen Kulturen mit *Peperomia marmorata* entgegen:

Kultur 60, angelegt am 22. April, untersucht am 1. Mai, Alter also 9 Tage. Ein Blattstückchen ist 5 × 5 mm groß; es steckt leicht in Sand, der mit Wasser angefeuchtet ist. Im Schwammparenchym hat sich ein einwandiges Vernarbungsgewebe gebildet. Es beschreibt einen Bogen nach innen; in der Nähe der Epidermis

1) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne, Leipzig 1877, S. 115.

ist die 3. Zelle, am Palisadengewebe die 9. Zelle von der Wunde Initialzelle.

Olufsen[1]) nimmt zur Erklärung der verschiedenen Lage der Initialzelle an, daß die Empfindlichkeit der einzelnen Zellen gegen Wundreiz verschieden groß sein könne. Dies würde die von Bretfeld[2]) beobachtete Tatsache erklären, daß einzelne unbestimmbare Stellen Ausgangspunkte der lückenlosen Vernarbung bilden. Ferner erklärt diese Annahme auch die von Massart[3]) gemachte Beobachtung, daß die Reizwirkung plötzlich an weit entfernten Stellen auftritt, eine Tatsache, die auch ich mehrfach beobachtet habe.

Wenn das Blattstückchen parallel zu beiden Epidermen in zwei Lamellen zerteilt wurde, wandelten sich oft mehrere Zellen hintereinander in Initialzellen um. Regelmäßig trat diese Erscheinung auf bei den Transplantationsversuchen, die ich weiter unten genauer beschreiben will. Hier zeigten immer mehrere Zellagen Teilungswände.

Wie schon bemerkt, war das erste Anzeichen einer beginnenden Zellteilung die Aufhellung einer unter der Wunde parallel zu ihr gelegenen Zellschicht. In dieser traten dann die Teilungswände auf. Es lieferte also die aus den aufgehellten Zellen verschwundene Stärke das Material für die Vernarbung der Wunde.

Stärkekorrosion und Auflösung[4]) trat nun nicht nur in der zur Initiale werdenden Zelle auf. Auch vor ihr zeigte sich deutliche Auflösung der Stärke und das Vorhandensein von Zucker, was sich leicht mit Fehlingscher Lösung nachweisen ließ. Das Blattstückchen suchte gewissermaßen die vor der Initialzelle liegende Stärke für seine Zwecke zu retten. Während aber in der Initialzelle alle Stärke aufgelöst wurde, war das in den vor ihr liegenden Zellen nicht immer möglich. Sobald die erste tangentiale Wand sich verkorkt hatte, was allerdings gewöhnlich erst eintrat, wenn die Stärke vollständig aufgelöst war, unterblieb die Auflösung der Stärkereste.

1) Olufsen, a. a. O., S. 282.

2) Bretfeld, a. a. O., S. 134, 135.

3) Massart, La cicatrisation chez les végétaux. Bruxelles 1898.

4) Olufsen, a. a. O., S. 286. — Appel, Zur Kenntnis des Wundverschlusses bei den Kartoffeln. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1906, Bd. XXIV, S. 122. — Friedrich, Über die Stoffwechselvorgänge infolge der Verletzung von Pflanzen. 1908. — Kabus, a. a. O., S. 11.

In der Initialzelle selbst schritt die Korrosion der Stärke genau wie die Wandbildung zentripetal fort. Ich fand also, wenn mehrere Teilwände gebildet waren, die äußeren Tochterzellen stärkeleer. Nur die Phellogenzelle enthielt bis zuletzt Stärke. Wenn letztere aufgebraucht war, hörte nach Bretfelds Beobachtungen[1]) die Bildung neuer Wände auf. Massart[2]) war diese Behauptung schon zweifelhaft; er bemerkt: „il semble même que les éléments qui réagissent, peuvent èn (l'amidon) emprunter à leurs voisins." Nähere Untersuchungen hat er aber nicht angestellt. Ich habe bei allen meinen Beobachtungen Wert auf die Lösung dieser Frage gelegt und habe dabei gefunden, daß auch in den hinter dem Vernarbungsgewebe gelegenen Zellen Stärkekorrosion auftrat, auch dann, wenn nicht noch eine 2. oder 3. Schicht von Wundkorkzellen hinter der ersten gebildet wurde. Ich konnte damit die Untersuchungen Olufsens[3]), die er an Kartoffelknollenstückchen anstellte, auch für Blätter bestätigen.

Wenn nun auch die Stärkeauflösung immer der Zellteilung vorausging, so stand sie doch in keinem direkt kausalen Zusammenhang zu ihr, eine Tatsache, auf die schon Haberlandt[4]) hinweist. Es konnte vorkommen, daß die Stärke aufgelöst wurde, ohne daß es nachher zur Zellteilung kam. Andererseits fand aber auch schon bei geringfügiger Auflösung der Stärke die Bildung neuer Wände statt. Es ist also nicht wahrscheinlich, wie W. Magnus[5]) meint, daß der Wundreiz und ein diastatisches Ferment in Verbindung miteinander die Zellteilung veranlassen. Damit sich die Initialzelle teile, muß zum Wundreiz ein anderer Einfluß hinzukommen. Dieser stammt aus den Gefäßbündeln, wie sich aus allen meinen Versuchen ergab.

Traf ich bei der Untersuchung ein Gefäßbündel in der Nähe des Wundschnitts, so zeigte sich eine Unregelmäßigkeit in dem sonst so regelmäßigen Verlauf des Vernarbungsgewebes. Es bildete einen Bogen um das Gefäßbündel, indem es in seiner Nachbarschaft näher der Wundfläche lag, nach den beiden

---

1) Bretfeld, a. a. O., S. 135, 136.

2) Massart, a. a. O., S. 34.

3) Olufsen, a. a. O., S. 286, 287.

4) Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1913, XVI, S. 331.

5) Werner Magnus, Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren, 1914, S. 145.

Epidermen zu sich wieder von ihr entfernte. Diese ohne weiteres auffällige Tatsache hat auch Olufsen [1]) in seiner Arbeit festgestellt, und dabei auf die gleiche Beobachtung Figdors [2]) hingewiesen.

Den Gefäßbündeln ist von Bretfeld [3]) u. a. bei der Vernarbung nur eine passive Rolle zuerkannt worden.

Erst Haberlandt [4]) hat bei kleinen Kartoffelstückchen den wichtigen aktiven Einfluß der Gefäßbündel nachgewiesen. Bei Blattstückchen ließ sich ein gleicher Einfluß derselben erwarten. Er trat denn auch schon gleich bei den ersten Kulturen hervor:

Peperomia incana, Kultur 20, angelegt am 10. Dezember, untersucht am 16. Dezember, Alter also 6 Tage. Blattstückchen mit einem Flächeninhalt von 7 × 7 mm waren in einer Schale auf Sand, der mit Knopscher Nährlösung getränkt wurde, kultiviert. Bei einem Stückchen liefen die Gefäßbündel parallel zu den beiden verwundeten Längsseiten. Doch waren die beiden außen gelegenen Bündel verschieden weit von den Wundrändern entfernt. Da zeigte sich nun, daß nur auf der Seite, wo das Leitbündel 3—4 Zellschichten von der Wunde entfernt war, in der zweiten Schicht unter der Wunde in unmittelbarer Nähe des Bündels je eine tangentiale Wand aufgetreten war. Auf der entgegengesetzten Seite, an der 7—8 Zellschichten es von der Wunde trennten, war noch keine Zellteilung eingetreten. Als dasselbe Stück nach weiteren 5 Tagen untersucht wurde, zeigte sich an der Seite, an der das Gefäßbündel nicht weit von der Wunde entfernt war, ein zweiwandiges, in seiner Nähe ein dreiwandiges Vernarbungsgewebe, von einer Epidermis bis zur anderen reichend. Auf der anderen Wundseite jedoch, die vom Gefäßbündel entfernter war, war im Durchschnitt in jeder Zelle nur eine tangentiale Wand gebildet worden. Nur in unmittelbarer Nähe des Bündels fand sich eine zweite Teilungswand. Daraus geht hervor, daß bei größerer Nähe des Gefäßbündels das Vernarbungsgewebe schneller und reichlicher gebildet wird.

Aus dieser Beobachtung, die ich sehr häufig machen konnte, läßt sich höchstens ein begünstigender Einfluß der Gefäßbündel, nicht aber die Notwendigkeit des Vorhandenseins von Gefäßbündeln

1) Olufsen, a. a. O., S. 283.
2) Figdor, a. a. O., S. 145.
3) Bretfeld, a. a. O., S. 145.
4) G. Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung. A. a. O., 1913, XVI, S. 324.

für die Bildung von Vernarbungsgewebe erschließen. Diese konnte erst als sicher gelten, wenn sich nachweisen ließ, daß bündelfreie Blattstückchen kein Vernarbungsgewebe zu bilden vermögen. Bei dem reich verzweigten Netz, das die Gefäßbündel bilden, war es nun technisch nicht möglich, Blattstückchen zu gewinnen, die beide Epidermen, aber keine Gefäßbündel enthielten. So mußte ich denn zu einer anderen Art, die Blätter zu zerteilen, übergehen.

b) Das Verhalten tangential gespaltener Blattstücke.

α) Spalthälften nebeneinandergelegt.

In den nun folgenden Kulturen zerlegte ich die Blätter durch tangentiale Schnittführung parallel zu beiden Epidermen dicht neben der Mitte der Lamina in eine bündellose und eine bündelhaltige Lamelle. Beide wurden nebeneinander in der gleichen Schale, also unter gleichen Bedingungen kultiviert.

Peperomia marmorata, Kultur 53, angelegt am 9. März, untersucht am 18. März, Alter also 9 Tage. Die Schale enthält Sand, der mit 1prozentiger Rohrzuckerlösung getränkt ist. Ein Blattstückchen von 8 × 7 mm Fläche ist parallel zu beiden Epidermen in zwei Lamellen geteilt. Die eine enthält Wassergewebe, Palisadengewebe und einige Schichten des Schwammparenchyms; in ihm sind die Gefäßbündel enthalten. Es zeigt sich im allgemeinen in jeder Zelle unter der Wundfläche eine tangentiale Wand, nur in der Nähe des Gefäßbündels sind zwei Wände vorhanden. Im bündellosen Stück, aus Schwammparenchym und der unteren Epidermis bestehend, fehlt jede Spur von Zellteilungen.

Peperomia incana, Kultur 51, angelegt am 9. März, untersucht am 16. März. In der Schale befindet sich mit 1prozentiger Rohrzuckerlösung durchtränkter Sand. Ein Stückchen von 10 × 11 mm sollte parallel zu beiden Epidermen durchschnitten werden. Der Schnitt ging aber schief; so enthielt das eine Ende der Lamelle nur einige Schichten Schwammparenchym ohne Gefäßbündel, das andere Ende dagegen bestand aus Palisadengewebe, Schwammparenchym und einigen Zellen des Wassergewebes. Nur in diesem Ende, das die Gefäßbündel enthielt, fanden sich Tangentialteilungen, die im anderen noch fehlten.

Bemerkenswert ist, daß in der untersten Zellschicht des Wassergewebes, in der Teilungen auftreten, die Wandverdickungen gelöst wurden.

Ein anderes Blattstückchen von 8 × 10 mm in der gleichen Kultur ist besser gespalten worden. Die eine Lamelle enthält das stärkereiche Schwammparenchym zum größten Teil, aber ohne irgend ein Gefäßbündel; in ihm fehlen Teilungswände gänzlich. Die zugehörige Lamelle, die aus Wassergewebe, Palisadengewebe und einer Schicht Schwammparenchym besteht und die Gefäßbündel enthält, zeigt zwei tangentiale Wände in jeder der sehr stark gestreckten Zellen der untersten Zellage des Schwammparenchyms.

Dieses Versuchsergebnis stellte sich immer wieder ein. Es geht daraus hervor, daß zwischen dem Vorhandensein der Gefäßbündel und dem Auftreten von Zellteilungen ein kausaler Zusammenhang besteht.

Diesen Einfluß der Gefäßbündel auf die Zellteilung schreibt Haberlandt[1]) einem im Leptom gebildeten Reizstoff zu und bezeichnet die Zellteilungen als eine vom Leptom abhängige Chemomorphose.

Von dem Gedanken ausgehend, daß der im Leptom anzunehmende Reizstoff auch wirken müsse, wenn man die bündellosen Stücke in Flüssigkeiten, die ihn enthalten, kultiviert, versuchte ich es zuerst, dem Beispiel Haberlandts folgend, mit Preßsäften[2]).

Blätter von *Peperomia incana* preßte ich aus, ließ in diesem Preßsaft bündellose Blattlamellen derselben Pflanze einige Zeit, 1—3 Tage, liegen und kultivierte sie dann auf die übliche Weise weiter. Die Stücke gingen bald durch Fäulnis zugrunde, ohne daß es zur Stärkeauflösung, geschweige denn zur Bildung tangentialer Teilungswände gekommen wäre. Allerdings ist dieser negative Ausfall nicht weiter verwunderlich, denn in dem Saft des ganzen Blattes ist immer nur wenig Gefäßbündelsaft enthalten.

Ich modifizierte demnach den Versuch, indem ich die größeren Blattnerven vom Mesophyll befreite und nur sie ausquetschte, so daß ich also etwas konzentrierteren Gefäßbündelsaft erhielt. Aber auch hierbei war das Ergebnis durchaus negativ.

1) G. Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung, 1913, XVI, S. 336.
2) G. Haberlandt, ebenda, S. 339.

β) Spalthälften aufeinandergelegt.

Die bündelhaltigen und die bündellosen Lamellen wurden nicht mehr nebeneinander-, sondern aufeinandergelegt in der gleichen Schale kultiviert.

Peperomia amplexicaulis, Kultur 69, angelegt am 5. Mai, untersucht am 12. Mai, Alter also 7 Tage. Die Blattstückchen wurden parallel zu beiden Epidermen dicht neben dem Bündelnetz geteilt, beide Lamellen dann wieder genau aufeinandergelegt und in einer Petrischale, deren Boden mit Fließpapier ausgelegt war, kultiviert. Die ganze Kultur wurde verhältnismäßig feucht gehalten, so daß der Zellsaft zwischen den beiden Lamellen nicht verdunstete. So war es möglich, daß der hypothetische Reizstoff durch den Zellsaft aus der bündelführenden Lamelle in die bündellose hinüberdiffundieren konnte. Es zeigte sich nun folgendes:

Bei einem Blattstückchen von 9 × 9 mm Fläche war das Wassergewebe abgetrennt; es war natürlich bündellos. Und doch zeigten 12 von 62 Zellen, die der ganze Schnitt lang war, je eine Tangentialwand. Die zugehörige Lamelle bestand aus Palisadengewebe und Schwammparenchym und enthielt die Gefäßbündel. Hier hatte sich ein lückenloses einwandiges Vernarbungsgewebe gebildet.

Ein Blattstückchen aus derselben Kultur von 9 × 8 mm Fläche, aber am 15. Mai, also nach 10 Tagen untersucht, zeigte folgendes: Die eine Lamelle bestand aus 7schichtigem Schwammparenchym; die andere enthielt 3 Schichten Schwammparenchym, Wasser- und Palisadengewebe und die Gefäßbündel. In der bündellosen Lamelle war in 22 Zellen des Querschnittes, die genau den Gefäßbündeln der Hauptlamelle gegenüber lagen, je eine tangentiale Wand aufgetreten, während im bündelhaltigen Stück alle an der Wunde liegenden Zellen je eine Wand gebildet hatten.

Und noch eine dritte Beobachtung. Kultur 121, angelegt am 21. Januar, untersucht am 5. Februar, Alter also 15 Tage (Fig. 1). Ein Blattstückchen von *Peperomia amplexicaulis* in der Größe von 8 × 9 mm war parallel den beiden Epidermen so geteilt, daß die bündellose Lamelle aus 8—9 Zellschichten des Schwammparenchyms, die bündelhaltige aus dem gesamten Wassergewebe, den Palisadenzellen und zwei Schichten Schwammparenchym bestand. Beide Lamellen waren aufeinandergelegt mit der morphologischen

Oberseite nach unten in einer feucht gehaltenen Schale kultiviert worden. Es zeigte sich in beiden Stücken, im bündelhaltigen wie im bündellosen, eine deutliche Wandbildung. Das bündelhaltige Stück hatte am Rande im Wassergewebe ein dreiwandiges, im Palisadengewebe und Schwammparenchym ein zweiwandiges Vernarbungsgewebe gebildet. Dabei war die Radialstreckung der Schwammparenchymzellen derartig stark, daß sie vollständig das Aussehen von Palisadenzellen angenommen hatten. Im bündellosen Stück zeigte sich am Rand ein 1—2 wandiges Vernarbungsgewebe, das aber noch nicht bis zur Epidermis heranreichte. Wo dieses Stückchen in innigere Berührung mit seiner Unterlage, dem bündelhaltigen Stück, gekommen war, da trat die Bildung tangentialer Wände mehr zurück. Es kam zu kallusartiger Zellwucherung unmittelbar unter der Wunde. Auch von der Gegenseite, dem bündelhaltigen Stück, schoben sich Kalluszellen vor, so daß es zu einer innigen Verwachsung in der Mitte beider Stücke gekommen war. Insgesamt führte ich 21 Kulturversuche mit derart halbierten Blattstückchen von *Peperomia*-Arten durch, wobei jede Kulturschale 20 bis 25 Stückchen enthielt. Das Ergebnis war stets dasselbe.

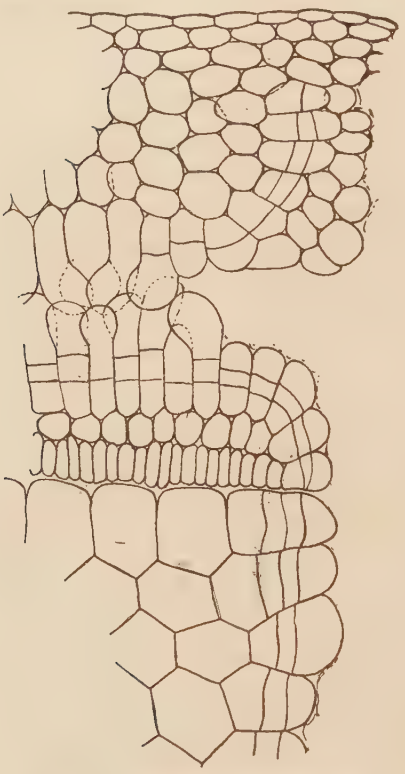

Fig. 1. *Peperomia amplexicaulis.* (Erklärung im Text.)

Alle diese Versuche wären aber nicht beweisend, wenn nicht in denselben Petrischalen Kontrollstücke kultiviert worden wären. Sie waren in gleicher Weise zerschnitten wie die andern, aber die zusammengehörigen Lamellen waren nicht aufeinandergelegt, sondern getrennt weiter gezüchtet worden. Bei ihnen hatte sich nur in den bündelhaltigen Lamellen, nie aber in den bündellosen ein Vernarbungsgewebe gebildet. Ein Stück von 8 × 10 mm

Fläche aus der oben erwähnten Kultur 69, wobei aber die beiden Lamellen nicht aufeinander, sondern nebeneinander kultiviert wurden, wurde am 30. Mai, also nach 15 Tagen untersucht. Das Wassergewebe war in einer Dicke von 8 Zellagen abgehoben. Die Zellen waren leidlich erhalten, einige nicht mehr ganz turgeszent. In keiner Zelle hatte sich eine Wand gebildet. In dem anderen Teil, der aus dem gesamten Schwammparenchym, dem Palisadengewebe und einer Schicht Wassergewebe bestand und auch die Gefäßbündel enthielt, war ein zwei-, zum Teil dreiwandiges Vernarbungsgewebe entstanden.

Die gleichen Versuche wurden auch mit der Abänderung ausgeführt, daß die beiden Teile des Blattstückchens mit 2prozentigem Agar aufeinandergeklebt wurden. Doch waren die Ergebnisse nicht befriedigend; Agar verband beide Lamellen so innig miteinander, daß es weder im bündelhaltigen noch im bündellosen Teilstück zur Bildung eines ausgesprochenen Vernarbungsgewebes kam.

γ) Transplantationsversuche.

Ergebnisreich waren die Transplantationsversuche, die ich an der ganzen Pflanze vornahm. Ich benutzte dazu *Peperomia incana, P. amplexicaulis* und *P. magnoliaefolia.*

Zuerst versuchte ich es mit der Replantation. Zur Kennzeichnung des Ergebnisses seien einige Stellen des Untersuchungsprotokolls mitgeteilt.

Peperomia magnoliaefolia, Kultur 71, angelegt am 8. Mai, untersucht am 4. Juni, Alter also 27 Tage. Das Schwammparenchym war in einer Dicke von in der Mitte ungefähr 4 Zellschichten abgehoben, wieder aufgelegt und durch einen Paraffinring abgedichtet. In jedem Schnitt war in etwa einem Drittel seiner an die Wundfläche grenzenden Zellen eine Teilung eingetreten. Die Unterlage hatte ein 4wandiges Vernarbungsgewebe gebildet.

Peperomia incana, Kultur 72, angelegt am 8. Mai, untersucht am 12. Mai, Alter also erst 4 Tage. An einem Blatt war eine Wassergewebslamelle abgehoben, wieder aufgelegt und durch Paraffin abgedichtet. In dieser bündellosen Lamelle zeigte sich noch keine Teilungswand; auch am ganzen Blatt waren nur spärliche Teilungen zu beobachten. Dasselbe zeigte ein anderes Blatt, bei dem nur eine Schwammparenchymlamelle abgehoben war.

Blätter der gleichen Kultur zeigten am 27. Mai, also nach 19 Tagen folgendes: Das Schwammparenchym war abgehoben. Im 5—7 Zellschichten dicken Replantat war am Rande in den an die Wunde grenzenden Zellen je eine tangentiale Wand gebildet worden. In der Mitte, wo die Schnittfläche am tiefsten und zufällig in der Nähe eines Gefäßbündels lag, fanden sich in drei Zellen je zwei Teilungswände, und in den hinter ihnen liegenden Zellen noch je eine Wand.

Befand sich bei all diesen Kulturen zwischen dem bündellosen Replantat und dem Blatt der aus der Wunde ausgetretene Zellsaft, so versuchte ich es auch, die abgetrennten Lamellen mit 2prozentigem Agar aufzukleben; eine Abdichtung des Wundrandes war überflüssig. Das Ergebnis war ungefähr das gleiche:

Peperomia incana, Kultur 74, angelegt am 30. Mai, untersucht am 12. Juni, Alter also 13 Tage. Das Schwammparenchym war in einer Dicke von 5 Zellschichten abgehoben und mit Agar auf der Unterlage wieder aufgeklebt. Die Randzellen waren vertrocknet; in der Mitte zeigte sich in fast allen an die Wunde grenzenden Zellen des Replantats je eine tangentiale Wand; im Blatt waren je 3—4 Wände gebildet.

Unter günstigen Lebensbedingungen kam es auch zu einer Verwachsung des Replantats mit der Unterlage.

Peperomia incana, Kultur 72, angelegt am 8. Mai, untersucht am 22. Mai, Alter also 14 Tage (Fig. 2). Das Schwammparenchym war in einer Dicke von 5 Zellen abgehoben, wieder aufgelegt und der Wundrand durch Paraffin abgedichtet. Die an die Wunde grenzende Zellschicht der Schwammparenchymlamelle hatte am Rande des Schnittes je 2—3 Wände, von denen eine verkorkt war, im Innern meist je eine Wand ausgebildet. Das ganze Blatt zeigte am Wundrand je 4—6 tangentiale Wände, von denen zwei verkorkt waren, im Innern meist nur eine Wand. Die Zellwände und Zellinhalte der durchschnittenen Zellschicht bildeten am Replantat und am ganzen Blatt eine braune Schicht, die z. T. von den lebhaft wachsenden Zellen des Vernarbungsgewebes, in denen es nicht zu einer Verkorkung gekommen war, emporgehoben, z. T. schon durchbrochen wurde. Auf beiden Seiten schoben sich so Zellen vor, die zahnartig ineinandergriffen; allerdings bestand noch immer ein Zwischenraum zwischen den von oben und unten vorwachsenden Zellen.

Später, am 30. Mai, also nach 22 Tagen, war auch diese Spalte geschlossen. Alle Zellen hatten sich jetzt eng zwischeneinandergeschoben, die erst vollständig abgerundeten sich gegenseitig mehr oder weniger abgeplattet. Die ursprünglich parallel der Wundfläche angelegten Teilungswände waren jetzt sehr verschieden orientiert, so daß man die Zellen des Vernarbungsgewebes nicht leicht von ungeteilten Schwammparenchymzellen unterscheiden

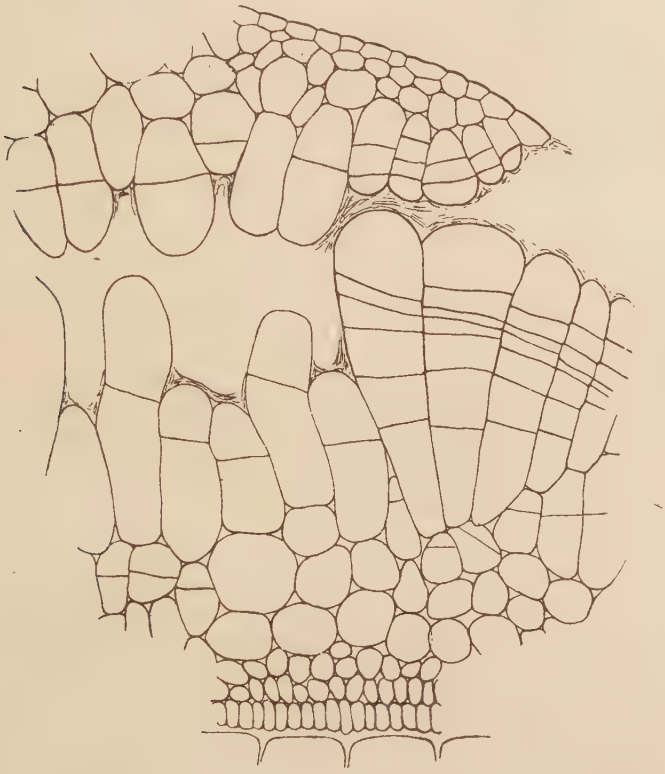

Fig. 2. *Peperomia incana.* (Erklärung im Text.)

konnte. Eine Resorption der verletzten Wände durch die wachsenden Zellen, wie es Figdor[1]) angibt, habe ich wie Kabus[2]) nicht beobachten können. Stets fanden sich deutlich die Reste der verletzten Zellen vor.

Die guten Erfolge mit der Replantation ermutigten mich, mit meinen Versuchen schrittweise weiter zu gehen, zunächst also

1) Figdor, a. a. O. S. 185.

2) Kabus, a. a. O. S. 27.

autoplastische Transplantationen auszuführen. Kleine Lamellen gleicher Größe und Form wurden von zwei Blättern des gleichen Individuums abgehoben, diese Stückchen nun aber nicht auf ihren Platz zurückgelegt, sondern beide vertauscht und jedes Stück auf eine andere Unterlage gebracht. Alle diese Versuche hatten die gleichen Ergebnisse wie die mit der Replantation. Wenn nur die kleine Lamelle möglichst genau auf die Wunde der Unterlage paßte, ließ sie sich leicht zum Anwachsen bringen.

Eine weitere Reihe von Versuchen machte ich mit der homoioplastischen Transplantation. Von den Blättern zweier Exemplare von *Peperomia incana* wurden gleiche Lamellen abgehoben, die beiden Stückchen vertauscht und transplantiert. Dann wurde in üblicher Weise mit Paraffin abgedichtet.

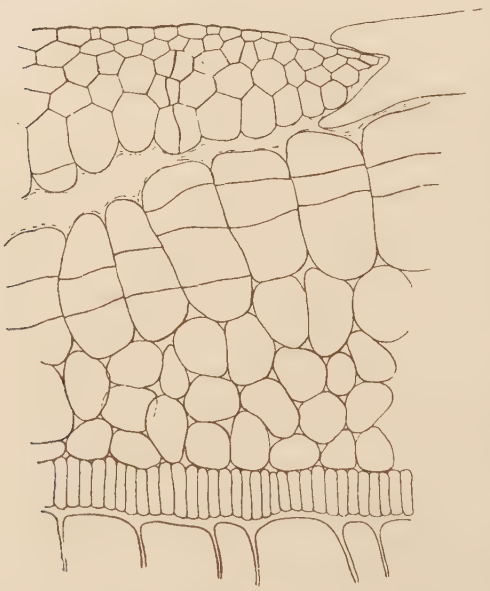

Fig. 3.
Homoioplastische Transplantation: *Peperomia incana* auf *P. incana*.

Die Ergebnisse waren, um es gleich vorweg zu sagen, die gleichen wie bei den früheren Versuchen. Nur war es schwieriger, die Stückchen zum Anheilen zu bringen. Ein weit größerer Teil als bei den Replantationsversuchen ging zugrunde. Doch blieben immer noch genug geglückte Kulturen übrig, um eine genaue Untersuchung anstellen zu können. Da die Ergebnisse dieselben waren wie die früher erwähnten, kann ich mich kurz fassen.

Kultur 106, angelegt am 6. Januar, untersucht am 20. Januar, Alter also 14 Tage (Fig. 3). Vom Schwammparenchym war eine Lamelle von ovaler Form mit den beiden Durchmessern von 9 und 6 mm abgehoben worden. Diese Lamelle hatte in der Mitte eine Dicke von 9 Zellen, die nach dem Rand zu natürlich abnahm. Die Abdichtung geschah wieder mit Paraffin. Die Untersuchung

ergab folgendes: Unmittelbar am Rand, dicht hinter dem Paraffin hat sich in dem Transplantat in drei übereinander gelegenen Zellen des Querschnittes je eine Wand gebildet. Die Teilungen erfolgten aber nicht tangential, parallel zur Epidermis, sondern radial, rechtwinklig zu ihr. Da diese Wände verkorken, grenzt sich die innere Partie der Lamelle wirksam gegen die vertrocknende Randpartie ab. In der Unterlage hat sich eine reichlichere Bildung von Teilungswänden eingestellt. Hier finden wir wieder tangentiale Wände und zwar unmittelbar am Rande zwei bis drei in jeder Zelle. Nur die der Wundfläche benachbarten Wände sind verkorkt und auch nur bis dorthin, wo sich im Transplantat rechtwinklig zu ihnen die verkorkten Wände gebildet haben.

In der Mitte des Schnittes ist das Bild ein etwas anderes. Nicht nur in der Unterlage, auch im Transplantat sind Zellteilungen eingetreten und von einer kallusartigen Wucherung begleitet. Von beiden Seiten schoben sich die Zellen vor, von dem bündellosen Transplantat in fast der gleichen Zahl wie von der bündelhaltigen Unterlage. Nur eine kleine Lücke bestand noch, die drei Tage später vollkommen ausgefüllt war. In diesem Stadium konnte auch der schützende Paraffinring entfernt werden, ohne daß das Blatt und das kleine überpflanzte Stückchen Schaden litten.

C. Zusammenfassung.

Die Versuche mit Blattstückchen von *Peperomia*-Arten hatten folgendes Ergebnis:

In kleinen Blattstückchen begann nach 4—5 Tagen die Bildung eines lückenlosen Vernarbungsgewebes parallel zur Wundfläche. Den Zellteilungen ging im Schwammparenchym die Auflösung der Stärke der Initialzellen voraus. Doch konnte auch nach vollzogener Auflösung der Stärke eine Zellteilung unterbleiben.

In kleinen Blattstückchen, die beide Epidermen mit dem zwischen ihnen liegenden Mesophyll enthielten, zeigten die Gefäßbündel einen begünstigenden Einfluß auf die Zellteilung. In ihrer Nähe stellte sich in den der Wunde benachbarten Zellschichten früher und reichlicher die Bildung tangentialer Wände ein.

Nach tangentialer Spaltung der Blattstückchen zeigten die bündellosen Lamellen, die getrennt von den zugehörigen bündel-

haltigen Lamellen kultiviert wurden, niemals, die bündelhaltigen stets die Bildung eines Vernarbungsgewebes. Die Menge der in den Stückcken enthaltenen Stärke spielte dabei keine Rolle.

Wurden die zusammengehörigen Lamellen, die bündelhaltigen und die bündellosen, aufeinanderliegend kultiviert, so traten auch in den bündellosen Lamellen tangentiale Teilungswände auf.

Dasselbe Ergebnis hatten auch die verschiedenen Transplantationsversuche. Stets traten in dem überpflanzten gefäßbündellosen Transplantat Zellteilungen auf, besonders am Rand und in der Nähe der Gefäßbündel.

Aus diesen Ergebnissen läßt sich folgendes schließen:

Ein Wundreiz allein kann keine Zellteilung hervorrufen. Auch das Zusammenwirken von Wundreiz und Stärkeauflösung kann nicht zur Bildung eines Vernarbungsgewebes führen. Es muß vielmehr von den Gefäßbündeln ein Reizstoff ausgeschieden werden, der in Verbindung mit dem Wundreiz die Zellteilungen veranlaßt.

Werden bündelhaltige und bündellose Blattstückchen durch Aufeinanderlegen innig miteinander verbunden, so kann der Reizstoff aus dem bündelhaltigen Stück in das bündellose hinüberdiffundieren und auch im bündellosen Stück Zellteilungen hervorrufen.

Aus welchem Teil der Gefäßbündel der Reizstoff stammt, ließen die Versuche mit Blattstückchen von *Peperomia* nicht erkennen.

2. Blätter der Gattung *Bryophyllum* Salisb.

A. Anatomie des Blattes.

Zu meinen Versuchen benutzte ich die beiden Arten *Bryophyllum calycinum* Salisb.[1]) und *Br. crenatum* Baker. In ihrer Größe und Farbe unterscheiden sich die Blätter beider Pflanzen etwas. *Bryophyllum calycinum* hat größere und dunkler gefärbte Blätter, *Br. crenatum* kleinere und heller gefärbte. In ihrem anatomischen Bau[2]) stimmen sie aber überein. Bei beiden beträgt die Dicke ungefähr 0,7—0,8 mm. Das Mesophyll ist ziemlich gleichartig ausgebildet, es besteht aus ungefähr 12—14 Zellschichten. Un-

1) Berge, Entwicklungsgeschichte v. *Bryophyllum calycinum*, Diss. Zürich 1876. — Berge, Beitr. z. Entwicklungsgesch. v. *Bryophyllum calycinum*, 1877.

2) Solereder, Systematische Anatomie d. Dicotyledonen, 1899, S. 362.

mittelbar unter der oberen Epidermis findet sich eine Schicht kleinzelligen Parenchyms; dann folgen 4 oder 5 Schichten mit Zellen, die im allgemeinen isodiametrisch, selten etwas höher als breit sind; ihrer radialen Reihenanordnung wegen erinnern sie etwas an Palisadengewebe. Das nun folgende Schwammparenchym besteht aus rundlichen Zellen, die keine Arme besitzen. Sie enthalten ebensoviel Chlorophyll wie die über ihnen liegenden Zellschichten. Ihre Chlorophyllkörner enthalten mehr Stärke als die der übrigen Zellagen. Die Gefäßbündel liegen mehr oder weniger genau in der Mitte des Mesophylls, vielleicht etwas näher der oberen Epidermis. Auf Querschnitten durch das Blatt sieht man sie 0,6—0,8 mm voneinander entfernt.

Spaltöffnungen finden sich auf beiden Blattseiten.

B. Versuche.

Die Versuche mit beiden *Bryophyllum*-Arten wurden zur selben Zeit und parallel mit den Versuchen an *Peperomia*-Arten ausgeführt.

Wie bei diesen versuchte ich es auch bei *Bryophyllum* zuerst mit der Kultur möglichst kleiner Stückchen. Es gelang mir auch, von *Br. calycinum* quadratische Stückchen mit 1,5 mm Seitenlänge zur Bildung eines Vernarbungsgewebes zu veranlassen und am Leben zu erhalten: bei *Br. crenatum* war es nicht möglich, solche Stücke unter 5 mm Seitenlänge zu kultivieren. Vielleicht hätte ich auch hier bei beiden Arten noch kleinere Stücke erfolgreich züchten können. Doch erschien es bei dem engmaschigen Netz der Gefäßbündel als technisch unausführbar, Blattstückchen ohne Gefäßbündel, aber mit beiden Epidermen zu erhalten.

So versuchte ich es denn auch hier, relativ größere Blattstückchen von 4—7 mm Seitenlänge durch zur Oberfläche parallele Schnitte so in zwei Lamellen zu zerlegen, daß die eine das Mesophyll der Oberseite, die andere das der Unterseite enthielt. Die Gefäßbündel befanden sich bald in der oberen, bald in der unteren Lamelle, so daß also einmal das Leptom der Gefäßbündel, das andre Mal das Hadrom der Wundfläche zugekehrt war. Die zusammengehörigen Teile wurden in der gleichen Schale unter gleichen Bedingungen kultiviert. Bei diesen Versuchen ergab sich zweierlei: erstens, daß nur die bündelhaltigen Lamellen zu Zellteilung schreiten konnten; zweitens, daß unter den bündelhaltigen

Lamellen diejenigen eine Vorzugsstellung einnahmen, bei denen das Leptom der Wundfläche zugekehrt war, also die bündelhaltigen Lamellen der Blattoberseite. Das konnte darauf beruhen, daß der hypothetische Reizstoff aus dem Leptom leichter bis zur Wundfläche diffundieren konnte. Vielleicht sind aber die oberseitigen Blatthälften an und für sich schon mehr zu Zellteilungen disponiert, als die unterseitigen.

Dazu zwei Beispiele:

Bryophyllum calycinum. Kultur 47, angelegt am 10. Februar, untersucht am 16. Februar, Alter also 6 Tage. In der Petrischale befindet sich Sand, der mit 1prozentiger Rohrzuckerlösung angefeuchtet ist. Ein Blattstückchen von 4 × 4 mm Größe ist dicht neben der Mitte der Lamina parallel zu beiden Epidermen so geteilt, daß das Mesophyll der Unterseite die Gefäßbündel enthält, während das Mesophyll der Oberseite bündellos ist. Auf einem Querschnitte durch eine bündelhaltige Lamelle ist ein Gefäßbündel nahe dem Rande in einer Ecke quer getroffen. In seiner Nähe zeigt sich eine Reihe neuer Zellwände und zwar erstreckt sie sich an der benachbarten Querseite bis in die vierte Zellage unter der Epidermis, an der Längsseite durch ungefähr ebensoviel Zellen, also lange nicht über die ganze Wundfläche. In der zugehörigen bündellosen Lamelle von ungefähr 8—9 Zellschichten Dicke zeigt sich keine einzige Wand, trotzdem sie stärkereich genug ist.

Ein anderes Blattstückchen der gleichen Kultur von ungefähr der gleichen Größe zeigt am 6. Tage folgendes: In der bündelhaltigen Lamelle, die diesmal aus dem Mesophyll der Oberseite besteht, bei dem also das Leptom der Wunde zugekehrt ist, hat sich unter der ganzen tangentialen Wundfläche in jeder Zelle je eine Wand gebildet; in unmittelbarer Nähe der Gefäßbündel tritt in den Zellen auch noch eine zweite Wand auf; das Ergebnis ist also günstiger als bei der vorigen Kultur. An den Querwunden fehlte noch jede Zellteilung. In dem bündellosen Stück, das aus den stärkereichsten Zellschichten des Blattes bestand, bildete sich trotz der großen Dicke von 7—8 Zellen keine Wand.

Gerade an diesen Kulturen zeigte sich deutlich, daß es bei Blattstückchen nicht möglich ist, isolierte bündellose Lamellen, wenn sie auch noch so groß und stärkereich sind, zur Bildung eines Vernarbungsgewebes zu veranlassen, während es bei Kulturen

mit nicht zu kleinen Stückchen der Kartoffel immerhin möglich war, auch bündellose Plättchen zur Wandbildung zu bringen [1]).

Eine Reihe von Versuchen, durch Vorkultur in Preßsäften aus den Gefäßbündeln bündellose Lamellen zu Zellteilungen anzuregen, erwies sich wie bei *Peperomia*-Arten erfolglos.

Mehr Glück hatte ich auch hier wieder mit der Methode, Blattstückchen parallel den Oberflächen zu teilen und dann beide Lamellen aufeinander zu legen und in feuchter Kultur zu halten.

Bryophyllum calycinum, Kultur 54, angelegt am 9. März, untersucht am 15. März, Alter also 6 Tage. Ein Blattstückchen von 9 × 9 mm Größe ist parallel zur Oberfläche so geteilt worden, daß das Mesophyll der Oberseite die Gefäßbündel enthält, während das Mesophyll der Unterseite vollständig bündellos ist. Beide Lamellen sind aufeinandergelegt und recht feucht gehalten worden, so daß der beim Schnitt ausgetretene Zellsaft nicht verdunsten konnte. In der Lamelle, die die Gefäßbündel enthält, zeigt sich ein lückenloses Vernarbungsgewebe; in jeder Zelle ist eine tangentiale Wand gebildet worden. In der bündellosen Lamelle, die 6—8 Zellschichten dick ist, zeigt sich nach der Auszählung in einem Viertel aller Zellen je eine Wand und zwar sind die Stellen über den Gefäßbündeln, beziehungsweise über dem Leptom, besonders begünstigt. In einer gleich großen Kontrollamelle der gleichen Kultur, die auch aus dem stärkereichen Mesophyll der Unterseite besteht, aber getrennt von der zugehörigen Lamelle kultiviert wurde, zeigt sich nicht eine einzige Wand. Man darf wohl annehmen, daß der Zellsaft zwischen den beiden aufeinandergelegten Lamellen die Brücke gebildet hat für einen Einfluß der Gefäßbündel auf das bündellose Stück.

Interessant war es wieder zu sehen, daß es anfangs nicht gleichgültig war, ob die bündellose Lamelle aus dem Mesophyll der Oberseite oder aus dem der Unterseite bestand, ob also bei dem Aufeinanderlegen der beiden Lamellen das Hadrom oder ob das Leptom der Wundfläche zugekehrt war. Dies lehrten Stückchen aus der gleichen Kultur.

Bei einem Blattstückchen von 9 × 9 mm Größe ist das Mesophyll der Oberseite so abgetrennt worden, daß es keine Bündel enthielt; es wurde dann auf das bündelhaltige Mesophyll der Unterseite aufgelegt. Beide Stückchen untersuchte ich am

1) Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung, 1913, XVI, S. 329 ff.

6. Tage. Im bündelhaltigen Stück zeigte sich ein lückenloses Vernarbungsgewebe. Im bündellosen traten auch in einigen Zellen Teilungen ein, aber beim Auszählen ergab sich, daß nur ein knappes Sechstel der Zellen sich geteilt hatte. Da bei dieser Schnittführung, im Gegensatz zu der vorher erwähnten, das Leptom der Wunde abgekehrt, das Hadrom ihr zugekehrt war, würde das Ergebnis für Haberlandts [1]) Ansicht sprechen, daß der die Zellteilung auslösende Reizstoff aus dem Leptom stammt. In diesem Falle brauchte also der Reizstoff zum Hineindiffundieren in die bündellose Lamelle längeren Weg und längere Zeit, so daß also vorerst eine spärlichere Zellteilung eintrat. Nach weiteren vier Tagen, also am 10. Tage hatte sich der Unterschied ausgeglichen. Das verschiedene Verhalten der Lamellen in seiner Abhängigkeit von der Orientierung des Leptoms zu den Wundflächen zeigten Blattstücke aus insgesamt 27 Kulturen.

Wenn die beiden Spalthälften mittels 2proz. Agar zusammengeklebt wurden, war das Ergebnis meist weniger günstig.

Bemerkenswerte Ergebnisse hatten auch hier Transplantationsversuche. Wieder versuchte ich es zuerst mit einer Replantation. Auch hier kam es in der bündellosen Lamelle unter dem Einfluß der bündelhaltigen Unterlage in einigen Zellen, besonders am Rande zur Wandbildung. Dabei war kein Unterschied zu bemerken, ob die Lamellen von der Oberseite oder der Unterseite abgetragen waren, ob also in der Unterlage das Leptom oder das Hadrom der Wunde zugekehrt war. Es war nicht möglich, die Kulturbedingungen so gleichartig zu gestalten, daß die Unterschiede in der Ausbildung des Vernarbungsgewebes in ursächlichen Zusammenhang mit der größeren oder geringeren Nähe des Leptoms gebracht werden konnten.

Dazu einige Beispiele:

Bryophyllum calycinum, Kultur 68, angelegt am 5. Mai, untersucht am 23. Mai, Alter also 18 Tage. Auf der Blattoberseite ist eine Lamelle abgehoben, gleich wieder aufgelegt und mit Paraffin abgedichtet worden. Das Stückchen ist nur klein, es hat die Durchmesser 4 und 5 mm. An einer großen Anzahl von Schnitten wird das ganze Stück gemustert. Die ersten Schnitte gehen durch den Rand der Versuchsstelle. Hier ist das Replantat 1—2 Zellen dick. Eine Zellteilung ist nicht eingetreten. In

1) Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung, 1913, XVI, S. 336.

der Unterlage zeigen sich regelmäßig in jeder Zelle 3—4 tangentiale Wände, von denen die beiden ältesten, außen gelegenen, verkorkt sind.

Erst wo die abgetragene Lamelle eine Dicke von vier Zellschichten erreicht, treten in den stark vorgewölbten Zellen Teilungen auf (Fig. 4). Es haben sich aber nicht Tangentialwände gebildet, sondern Radialwände, die also rechtwinklig zur Blattoberseite orientiert sind. In 4 übereinanderliegenden Zellen zeigen sich je zwei Radialwände, auch in der Epidermis. Beide

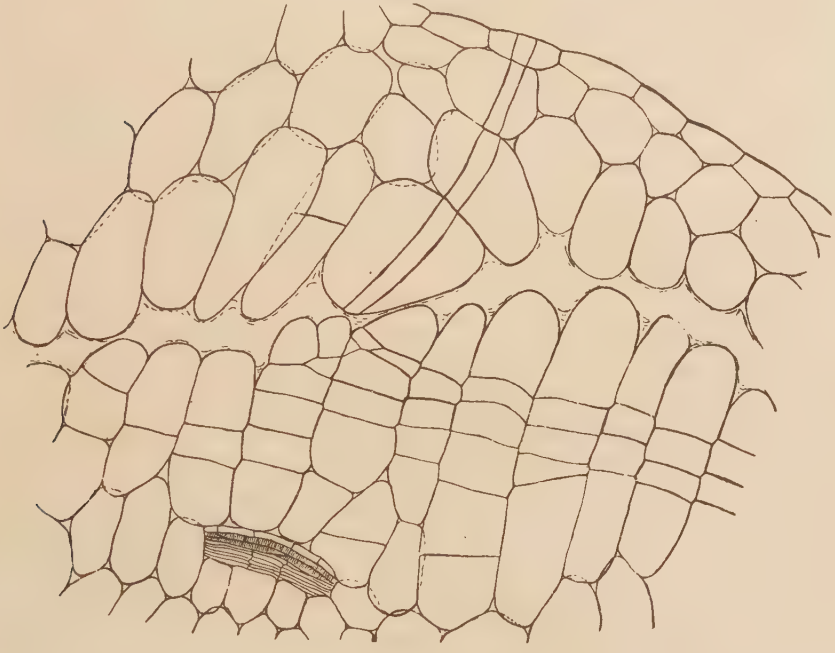

Fig. 4. *Bryophyllum calycinum.* (Erklärung im Text.)

Wände sind verkorkt. Sie treffen unter einem fast rechten Winkel auf das Vernarbungsgewebe der Unterlage, das 3—4wandig ist. Auch hier sind je zwei Wände verkorkt, die im Verein mit den verkorkten Wänden des Replantats einen Abschluß der Wundränder bewirken. Innerhalb dieses Ringes nimmt nun in der Unterlage die Häufigkeit der Zellteilungen ab; in der Mitte haben sich einzelne Zellen höchstens einmal geteilt. Diese Wände bleiben unverkorkt. Auch im Replantat hat die Wandbildung bedeutend nachgelassen. Nur hier und da hat sich eine Zelle geteilt. Meist

wölben sich die Zellen unmittelbar unter der Wundfläche kallusartig vor, um sich mit den entgegenwuchernden Zellen der Unterlage zu verzahnen.

Eine weitere Reihe von Versuchen machte ich mit autoplastischer Transplantation. Sie hatten die gleichen Ergebnisse wie die Replantationsversuche.

Günstige Ergebnisse hatte ich auch mit der homoioplastischen Transplantation, bei der also die Transplantate auf verschiedene Individuen der gleichen Art gebracht wurden. Auf sie brauche ich, da die Ergebnisse ähnlich denen bei der Replantation waren, auch nicht näher einzugehen.

Die Versuche mit *Bryophyllum* bestätigen also die bei Kulturen mit *Peperomia* gefundenen Ergebnisse. Darüber hinausgehend lassen sie aus der Bevorzugung der dem Leptom zugekehrten Wundseite in bezug auf Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der Bildung des Vernarbungsgewebes die Folgerung ableiten, daß aus dem Leptom der Reizstoff stammt, der die Zellen an der Wunde zur Teilung anregt.

3. Blätter der Gattung *Kalanchoe* Adans.

A. Anatomie des Blattes.

Die Gattung *Kalanchoe* Adans. gehört wie die vorgenannten ebenfalls zur Familie der *Crassulaceae*[1]).

Ich benutzte vor allem *Kalanchoe glandulosa* Hochst (= *lanceolata* Pers.), die in ihrem ganzen anatomischen Bau der Gattung *Bryophyllum* sehr nahe steht. Das Blatt ist etwa von der Größe und Dicke wie das von *Bryophyllum calycinum*, es ist ebenfalls fast isolateral gebaut, ohne ein ausgeprägtes Palisadengewebe. Das Mesophyll besteht aus 14—18 nahezu gleichartig ausgebildeten Zellschichten. Die Gefäßbündel liegen fast genau in der Mitte, der Oberseite etwas genähert. Das Mesophyll enthält viel Stärke in den Chlorophyllkörnern, wenn auch nicht in dem Maße, wie bei *Bryophyllum calycinum*.

B. Versuche.

Bei *Kalanchoe* ersparte ich mir die Versuche mit ungespaltenen Blattstückchen. Ich ging gleich dazu über, die Stücke durch

1) S. Schönland, *Crassulaceae* in Engler-Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien III, 2a, S. 23—38.

tangentiale Schnitte, parallel zu beiden Epidermen, in bündellose und bündelhaltige Teile zu zerlegen. Auch diese Versuche bestätigten das schon früher Gefundene, daß nur bündelhaltige Stücke ein Vernarbungsgewebe zu bilden vermögen.

Kultur 102, angelegt am 16. Dezember, untersucht am 22. Dezember, Alter also 6 Tage. Die Petrischale enthält ausgeglühten Sand, der mit sterilisiertem Leitungswasser ziemlich feucht gehalten wird. Die Blattstücke von *Kalanchoe glandulosa* sind parallel den beiden Epidermen gespalten und nun entweder neben- oder aufeinander kultiviert worden.

Ein Stück von 10 × 11 mm Größe ist so geteilt, daß das Mesophyll der Oberseite die Gefäßbündel enthält, das Mesophyll der Unterseite bündellos ist. Beide Lamellen liegen ohne Berührung nebeneinander. Die bündelhaltige Lamelle ist 9—10 Zellreihen dick. Nur in den Zellen, die unmittelbar über einem Gefäßbündel liegen, zeigt sich je eine nicht verkorkte Tangentialwand. Wo sich die Gefäßbündel von der Schnittfläche entfernen, da fehlt jede Wandbildung.

Am 26. Dezember, also nach 10 Tagen, zeigt sich in den meisten Zellen je eine Wand. In den Zellen in nächster Nachbarschaft eines Gefäßbündels sind jetzt schon zwei Tangentialwände ausgebildet. Die zugehörige bündellose Lamelle ist 6—7 Zelllagen dick. In keiner Zelle ist Wandbildung aufgetreten. Die Zellen sind noch am Leben und turgescent.

Ein zweites Stück der gleichen Kultur von 10 × 10 mm Größe ist ebenfalls in eine bündelhaltige und eine bündellose Lamelle zerlegt worden. Beide Lamellen wurden aber diesmal aufeinandergelegt. Die bündelhaltige Lamelle ist 8—9 Zellen dick. Fast alle Zellen der Wundfläche haben je eine Wand gebildet. Nur hin und wieder ist eine Zelle ungeteilt geblieben. An einigen Stellen haben sich Kalluswucherungen eingestellt. Die zugehörige bündellose Lamelle ist 6 Zellagen dick. Jeder Schnitt durch sie zeigt einige Wände und in der Mitte auch Kallusblasen. Bei einem Schnitt, in dem sich das Gefäßbündel der Unterlage der Wundfläche nähert, ist in unmittelbarer Nähe des Bündels in 7 Zellen je eine tangentiale Wand gebildet worden und eine besonders reichliche Kallussprossung eingetreten.

Ein drittes Stück der gleichen Kultur von 8 × 9 mm Größe wird am 6. Januar, also nach 21 Tagen untersucht. In der bündellosen Lamelle, die 4—5 Zellen dick ist, ist an einer Stelle,

die genau gegenüber einem Gefäßbündel der bündellosen Lamelle liegt, in 4 Zellen je eine Wand aufgetreten. Bei tieferer Einstellung zeigt sich, daß auch in den Zellen darunter Wände gebildet wurden. Beide Lamellen zeigen sehr viele Kallusblasen.

Wieder ein anderes Stück von 10 × 11 mm Größe ist wie gewöhnlich geteilt worden. Beide Lamellen wurden dann mit 2prozentigem Agar zusammengeklebt. Es kam zu einer derartig innigen Verwachsung, daß in der Mitte beider Lamellen die Wundkorkbildung unterblieb. Nur am Rand zeigt sich in beiden Lamellen ein rechtwinklig zur Epidermis orientiertes Vernarbungsgewebe; in jeder Zelle haben sich zwei Wände gebildet, von denen die äußerste verkorkt ist.

Auf die Transplantationsversuche (Replantation, autoplastische und homoioplastische Transplantation) brauche ich nicht näher einzugehen. Sie zeigten dasselbe positive Ergebnis, wie die mit *Bryophyllum* angestellten Versuche.

4. Blätter der Gattung *Crassula* L.

A. Anatomie des Blattes.

Die Blätter von *Crassula falcata* Willd. (*Rochea falcata* DC) sind sehr fleischig, fast walzenförmig, dazu vollständig asymmetrisch gebaut, oblong und schief-sichelförmig. Die Oberfläche erscheint grünlich-weiß und trägt eigentümliche Blasentrichome [1]). Sie stellen einzellige unregelmäßig gestaltete Blasen vor, deren stark verdickte Wände nicht verkieselt sind, wie Kerner angibt, sondern kohlensauren Kalk enthalten. Bei *Crassula falcata* bedecken diese Trichome die ganze Blattoberfläche, bei anderen Arten kommen sie nur stellenweise vor.

Der Bau des gesamten Blattes [2]) ist zentrisch. Ein typisches Palisadengewebe fehlt, doch sind die unmittelbar unter der Epidermis liegenden Zellschichten etwas radial gestreckt, während die in der Mitte gelegenen kugelig sind. Alle Zellen fand ich reich mit Stärke gefüllt. Spaltöffnungen [3]) finden sich auf beiden Blattseiten.

1) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, 1888, I., S. 299, Abb. — Areschoug, Jemförande undersökningar öfver bladets anatomi. 1878, S. 123 und Tafel VIII.

2) Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen. 1899, S. 362.

3) Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Zug. 1892, S. 527.

Zu erwähnen wären noch die Epithem-Hydathoden, die in ziemlicher Regelmäßigkeit und Häufigkeit über die Blattfläche verstreut sind.

Die Gefäßbündel befinden sich in der Mitte des Blattes.

B. Versuche.

Die Blätter wurden rechtwinklig zur Längsachse in Querscheiben geschnitten. Diese Querscheiben teilte ich wieder durch Längsschnitte senkrecht zur Querachse des Blattes, so daß in jedem Teilstückchen Gefäßbündel enthalten waren. Diese wurden in üblicher Weise in Petrischalen auf ausgeglühtem Sand, der mit sterilem Leitungswasser mäßig angefeuchtet war, kultiviert. Dabei ergab sich folgendes:

Kultur 94, angelegt am 28. November, Untersuchung am 7. Dezember, Alter also 9 Tage. Aus einer Querscheibe ist ein Stück herausgeschnitten von 7 mm Höhe, 10 mm Dicke und 8 mm Breite. Auf der einen Seite liegt ein Gefäßbündel in unmittelbarer Nähe der Wundfläche, nur 4—5 Zellschichten von ihr entfernt. Hier tritt auf dem Querschnitt in durchschnittlich sechs unmittelbar vor den Gefäßbündeln liegenden Zellen je eine Wand auf. Doch reicht diese Wandbildung nicht bis zu den beiden Epidermen. Initiale ist die dritte Zelle unter der Wundfläche. Daß tatsächlich der Einfluß des Gefäßbündels die Zellteilung zur Folge hatte, lehrt das Verhalten der gegenüberliegenden Wundfläche. Hier ist das nächste Gefäßbündel weiter, ungefähr 12—15 Zellen von der Wunde entfernt; die Wandbildung unterbleibt.

Untersuchung am 7. Januar, Alter also 40 Tage. Das rundliche Endstück einer Querscheibe, das 10 mm hoch, 15 mm breit und in der Mitte 10 mm dick ist, wird untersucht. Auf Längs- und Querschnitten zeigt sich eine reichliche Bildung von Vernarbungsgewebe. Im Durchschnitt sind 4—5 Wände in jeder Zelle vorhanden, In der Nähe der beiden Epidermen verringert sich bisweilen die Zahl der Wände auf 1—2. Verkorkt sind meist zwei, in der Mitte auch drei Wände.

Bei anderen Versuchsstücken vergrößerte ich nun die Wundfläche. Hier zeigte sich sehr schön der Einfluß der Gefäßbündel.

Kultur 94, angelegt am 28. November, untersucht am 7. Dezember, Alter also 9 Tage. Eine Querscheibe von 4 mm Höhe ist durch Schnitte rechtwinklig zur Querachse des Blattes

zerlegt und jedes dieser kleinen Stücke wieder in zwei Teile geteilt worden durch einen Schnitt, der parallell der Querachse verläuft, aber nicht genau in der Blattmitte, sondern dicht neben ihr, so daß also die in der Mitte verlaufenden Gefäßbündel in der einen Hälfte der Stücke vorhanden sind, in der anderen aber fehlen. Ein Stück von 4 mm Höhe, 9 mm Breite und 5 mm Dicke zeigt nun folgendes: An der parallel der Blattquerachse verlaufenden Wundfläche ist in einigen Zellen je eine Wand aufgetreten. Es bildet sich aber kein zusammenhängendes Vernarbungsgewebe, sondern nur in unmittelbarer Nähe der Gefäßbündel tritt in 5—6 Zellen je eine Wand auf. An den beiden radialen Wundflächen findet sich keine einzige neue Wand. Auch im zugehörigen Stückchen, das keine Gefäßbündel enthält, traten an keiner Wundfläche Teilungen auf.

Wichtig für den Nachweis des ursächlichen Zusammenhangs zwischen dem Vorhandensein von Gefäßbündeln beziehungsweise von Leptom und der Bildung des Vernarbungsgewebes waren die Ergebnisse einer anderen Kultur, über die ich folgendes in den Protokollen notierte:

Kultur 111, angelegt am 7. Januar, untersucht am 11. Januar, Alter also 4 Tage. Aus einer Querscheibe von 4 mm Höhe sind Stücke rechtwinklig zur Querachse des Blattes herausgeschnitten worden. Ein solches Stück von 12 mm Breite ist nun wieder so parallel zur Blattquerachse geteilt, daß nur in dem einen Teil Gefäßbündel enthalten sind. Dieses Stück war 4 mm hoch, 12 mm breit und 5 mm dick. Im allgemeinen zeigte sich, wie bei dem geringen Alter der Kultur nicht anders zu erwarten war, keine Bildung neuer Wände. Nur in unmittelbarster Nähe der Gefäßbündel war in wenigen Zellen je eine Wand entstanden. So fand sich z. B. auf einem Längsschnitt ein kurzes Stück eines schief verlaufenden Gefäßbündels vor. Hier zeigte sich nun an der Leptomseite in 5 Zellen je eine Wand, während an der Hadromseite keine Teilung eingetreten war.

Diese Lokalisierung der Wandbildnng in der Nachbarschaft der Gefäßbündel und zwar ihrer Leptomteile habe ich wiederholt beobachtet.

Bei einer anderen Kultur änderte ich die Art des Schnittes. Das geschah folgendermaßen: Ich schnitt wieder Querscheiben, teilte diese rechtwinklig zur Querachse des Blattes und jedes der erhaltenen Teilstücke so in drei Teile, daß in dem Mittelstück

die Gefäßbündel enthalten waren, während die beiden bündellosen Seitenstücke die Epidermen aufwiesen. Bei der Untersuchung ergab sich folgendes:

Kultur 111, angelegt am 7. Januar, untersucht am 14. Januar, Alter also 7 Tage. Die Stückchen stehen sehr trocken. Ein Mittelstück von 6 mm Höhe, 9 mm Breite und 3 mm Dicke wird untersucht. Es enthält die Gefäßbündel. In einigen wenigen Zellen hat sich eine Wand gebildet. Aber immer nur in der unmittelbarsten Nähe des Leptoms des Gefäßbündels, nur dort, wo die Wundfläche 3—4 Zellen weit vom Bündel entfernt ist. Wo sich das Bündel infolge der etwas tiefen Schnittführung, die ja kaum zu vermeiden ist (und die ich übrigens, nachdem ich ihre Brauchbarkeit zu Vergleichszwecken erkannt hatte, oft absichtlich verwendete), weiter von der Wunde entfernt, wo sich z. B. 8 Zellagen zwischen Bündel und Wunde schieben, dort ist nirgends eine Zellteilung zu erblicken. Das gleiche gilt von der Hadromseite und den beiden Querseiten. Stärke ist auch in diesen Zellen im reichsten Maße vorhanden. Am Rande ist sie überall aufgelöst.

Als ich drei Tage später, am 17. Januar (Alter der Kultur 10 Tage), diese Stückchen wieder untersuchte, fand ich auch an der dem Hadrom zugekehrten Wundfläche eine spärliche Wandbildung, die aber in ihrer Ausdehnung geringer war als die an der Leptomseite. Den Rest dieses Stückchens untersuchte ich noch einmal am 22. Januar, also am 15. Tage. Jetzt konnte ich keinen Unterschied mehr zwischen der Wandbildung an der Hadromseite und der an der Leptomseite wahrnehmen.

Auch die beiden Randstücke mit den Epidermen wurden untersucht. Das eine war bei gleicher Höhe und Länge wie das Mittelstück 2 mm dick, das andere 1,5 mm. Gefäßbündel waren nicht vorhanden. Vereinzelt fanden sich Tracheiden vor, die zu den Epithemhydathoden führten. Leptom war nicht nachweisbar. In beiden Stücken zeigte sich nicht eine einzige Wand, obgleich sie sonst gut erhalten waren.

In der gleichen Kultur befanden sich auch einige Stücke, mit denen in folgender Weise verfahren wurde: Wieder waren Querscheiben rechtwinklig zur Blattquerachse hergestellt und diese wieder in je ein bündelloses und ein bündelhaltiges Stück zerlegt worden. Diese Stücke stellte ich aber nicht getrennt voneinander auf, sondern ich hatte sie künstlich wieder möglichst

eng miteinander vereinigt. In einigen Fällen preßte ich beide Stücke mit einem Bindfaden aneinander; in anderen Fällen klebte ich einen schmalen Papier- oder Leukoplaststreifen herum. Schließlich klebte ich auch die Stücke mit 3prozentigem Agar aneinander. Die beiden ersten Methoden hatten das beste Ergebnis. Ich protokollierte z. B.:

Kultur 111, angelegt am 7. Januar, untersucht am 18. Januar, Alter also 11 Tage. Die Querscheibe hat eine Höhe von 6 mm, eines der aus ihr geschnittenen Stücke eine Breite von 9 mm und eine Dicke von 8 mm. Es wird in ein bündelloses Stück von 3 mm Dicke und in ein bündelhaltiges von 5 mm Dicke zerlegt. Das bündelhaltige ist also 6 mm hoch, 9 mm breit und 5 mm dick, das andere hat nur eine Dicke von 3 mm. Beide Stücke sind durch einen 4 mm hohen Leukoplaststreifen fest aneinandergepreßt und dann in der ziemlich trocken gehaltenen Kultur aufgestellt. Auf Querschnitten durch den bündelhaltigen Teil zeigt sich an der Wundfläche, die vor den Gefäßbündeln liegt, in jeder Zelle eine Wand. An den beiden Querwunden hat Zellteilung begonnen; zunächst aber erst in der Nähe der Gefäßbündel. Bis zur Epidermis sind die Teilungen noch nicht vorgedrungen. In dem bündellosen Stück zeigt sich nur in den Zellen, die unmittelbar den Gefäßbündeln gegenüberliegen, je eine Wand. Es ist noch kein zusammenhängendes Vernarbungsgewebe wie im bündelhaltigen Stück entstanden. An den Querwänden fehlt es noch vollständig.

Auch Transplantationsversuche sind angestellt worden, und zwar versuchte ich es zunächst mit Replantationen.

Kultur 105. Am 24. Dezember hatte ich von der Unterseite eines Blattes ein elliptisches Stück (9 × 12 mm) abgehoben, wieder aufgelegt und mit Paraffin abgeschlossen. Am 7. Januar, also nach 14 Tagen, wurde es untersucht. Es zeigte sich folgendes (Fig. 5):

In der Unterlage hat eine reiche Wundkorkbildung stattgefunden. Zunächst haben sich die unmittelbar unter der Wunde liegenden Zellen stark gestreckt, im Durchschnitt auf das Dreifache ihrer normalen Länge. Mit der größten Regelmäßigkeit hat sich ein lückenloses Vernarbungsgewebe gebildet, und nur hin und wieder, sehr selten, fallen einmal in einer Zelle einige Wände aus (siehe in der Figur 5 die zweite Zelle von rechts).

Die Zahl der Wände schwankt in jeder Zelle zwischen 5 und 9; meist sind 7 Wände ausgebildet, von denen 3—4 Wände verkorkt sind.

Auch im Replantat war in vielen Zellen je eine Wand entstanden. Da es aber zu dünn war, meist nur 3—4 Zellen dick, so ist es zugrunde gegangen. Doch zeigt das Auftreten je einer Wand in einer Anzahl von Zellen, daß der Einfluß der Gefäßbündel sich bis in die dünne Lamelle hinein geltend machen konnte.

Die gleichen Ergebnisse erzielte ich bei autoplastischer und homoioplastischer Transplantation.

Auffällig war auch hier wieder, daß die auf der morphologischen Unterseite der Blätter (die an der Pflanze wegen der fast senkrechten Stellung der Blätter bald rechte, bald linke Seite ist) angestellten Versuche bessere Ergebnisse zeigten als die auf der oberen Seite. Das Transplantat zeigte schneller eine Wandbildung. Es kam häufiger zu einer Anheilung als auf der Oberseite. Auch das muß man wohl wieder der Nähe des Leptoms zuschreiben.

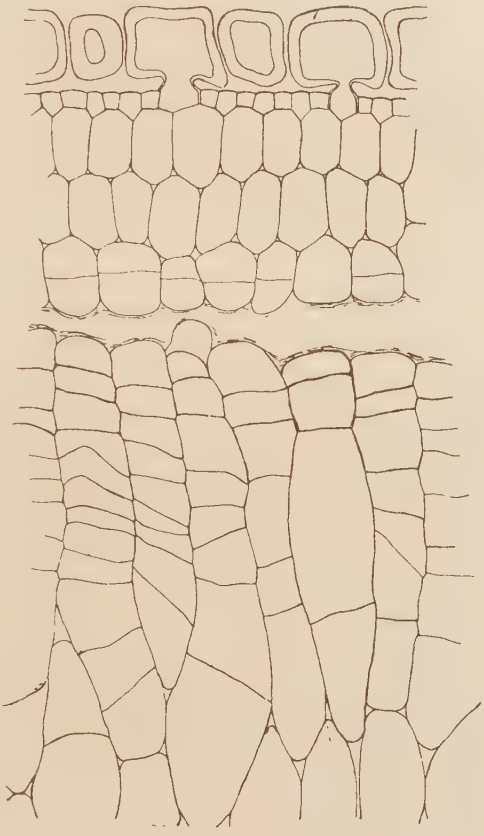

Fig. 5. *Crassula falcata.*

Auch bei der Gattung *Crassula* zeigte sich also, daß in isolierten Blattstückchen nur dann Teilungen auftraten, wenn sie Gefäßbündel enthielten. Wenn jedoch ein Stück ohne Gefäßbündel in innige Berührung gebracht wurde mit einem Stück, das Gefäßbündel enthielt, so kam es auch im bündellosen Stück in einer größeren oder geringeren Anzahl von Zellen zur Bildung eines Vernarbungsgewebes. Dabei trat wieder in der Nähe des Leptoms

die Wandbildung schneller und reichlicher ein als in der Nähe des Hadroms.

5. Heteroplastische Transplantationen.

Die bisherigen Versuche hatten ergeben, daß in den ausgewachsenen Blättern die Zellteilungen, die zur Bildung eines Vernarbungsgewebes führten, veranlaßt wurden durch ein Zusammenwirken des Wundreizes und eines aus den Gefäßbündeln stammenden Reizstoffes. Es blieb nun noch zu versuchen, ob dieser Reizstoff arteigen sei oder nicht. Eine Beantwortung dieser Frage war am ehesten auf Grund von Versuchen mit heteroplastischen Transplantationen zu erwarten.

Diese Untersuchungen führte ich also so durch, daß ich nicht mehr die abgehobenen Lamellen zweier Pflanzen der gleichen Art vertauschte, sondern den Austausch zwischen zwei Arten der gleichen Gattung vornahm.

So überpflanzte ich z. B. am 3. Februar Lamellen von *P. amplexicaulis* auf Blätter von *P. incana* und umgekehrt Lamellen von *P. incana* auf Blätter von *P. amplexicaulis*. Wieder wurde mit Paraffin abgedichtet; dann stellte ich beide Pflanzen unter Glasglocken und sorgte durch zerstäubtes Wasser und Verdunstungsschälchen für eine möglichste Herabsetzung der Transpiration. Dadurch erreichte ich schließlich in einer, wenn auch geringen Zahl von Kulturen positive Ergebnisse. Besonders geeignet erwies sich *P. amplexicaulis* als Unterlage, auf die sich die Lamellen von *P. incana* mehr oder weniger leicht transplantieren ließen.

Kultur 138, angelegt am 3. Februar, untersucht am 13. Februar, Alter also 10 Tage. Die überpflanzte Schwammparenchym-Lamelle von *P. incana* hatte in der Mitte eine Dicke von 9 Zellen. Sie zeigte am Rande, unmittelbar hinter dem Paraffinring, dort wo die Lamelle noch drei Zellen dick war, rechtwinklig zur Epidermis gerichtete Teilungswände und zwar je eine in jeder Zelle; die Epidermiszellen blieben ungeteilt. In der Mitte des Schnittes kamen einige Tangentialwände vor, häufiger aber reichliche Kallusbildungen. In der Unterlage *(P. amplexicaulis)* hatte sich am Rande hinter dem Paraffinring ein dreiwandiges Vernarbungsgewebe gebildet, dessen oberste Wände verkorkt waren. In den Zellen der Mitte fand sich hin und wieder eine tangentiale Wand vor, häufiger waren die schon erwähnten Kallusblasen.

Das gleiche zeigte der umgekehrte Versuch, bei dem die von dem Blatt der *P. amplexicaulis* abgetragene Lamelle auf *P. incana* transplantiert worden war.

Die gleichen Versuche machte ich auch noch mit den anderen mir zur Verfügung stehenden Peperomien *P. magnoliaefolia* und *P. marmorata*, so daß ich also die erzielten Ergebnisse an 6 Doppelreihen nachprüfen konnte.

Ein gleiches Ergebnis hatten auch alle Versuche mit Arten der beiden Gattungen *Bryophyllum* und *Crassula*. Lamellen von *Bryophyllum calycinum* ließen sich leicht auf *Bryophyllum crenatum* überpflanzen, ebenso glückte der umgekehrte Versuch leicht. Bei der Gattung *Crassula* gelang es nur zwischen den beiden Arten *Crassula falcata* und *Cr. perfoliata* L. (= *Rochea perfoliata* DC) mit Erfolg zu transplantieren. Von letzterer standen mir leider nur einzelne Blätter zur Verfügung, so daß ich also nur Lamellen von ihnen abtragen konnte, die dann auf gleich große Wundflächen von *Crassula falcata* gelegt und mit Paraffin abgedichtet wurden. Es zeigte sich in allen Versuchen ein positives Ergebnis. In einem Fall ergab sich z. B. folgendes:

Kultur 127, angelegt um 3. Februar, untersucht am 12. Februar, Alter also 9 Tage. Auf die Unterlage von *Crassula falcata* war eine Lamelle von *Crassula perfoliata* aufgelegt und mit Paraffin abgedichtet worden. Ihr Durchmesser betrug 7 und 9 mm; ihre größte Dicke 6 Zellen. Es zeigte sich sowohl in der Unterlage als auch im Transplantat ein deutliches Vernarbungsgewebe. In der Unterlage hatten sich die Zellen unmittelbar unter der Wunde stark gestreckt auf ungefähr die doppelte Länge, es waren im Durchschnitt je drei Teilungswände gebildet worden. Im Transplantat war in den meisten Zellen unter der Wundfläche eine Wand entstanden. Regelmäßig hatten die Zellen am Rande der Lamelle je eine Wand gebildet. In der Mitte war sie hin und wieder ausgefallen. Infolge des guten Abschlusses der Wunde war es nicht nur zur Wandbildung, sondern auch zu einer deutlichen Kallusbildung gekommen. Von beiden Seiten schoben sich Kallusblasen, die wieder in lebhafter Teilung begriffen waren, in die Lücke zwischen Unterlage und Transplantat vor und bahnten so eine innige Verwachsung an.

Alle diese Versuche zeigten, daß es mehr oder weniger gut möglich ist, auch zwischen den Arten einer Gattung Transplantationen von bündellosen Stückchen mit positivem Ergebnis

vorzunehmen, woraus also zu schließen wäre, daß der in den Gefäßbündeln vorhandene, die Teilung der Zellen veranlassende Reizstoff nicht für eine Art spezifisch ist.

An einer weiteren Versuchsreihe wollte ich sehen, ob es auch möglich wäre, bündellose Stücke eines Blattes auf die Blätter einer fremden, nicht der gleichen Gattung, nur der gleichen Familie angehörigen Art mit Erfolg zu verpflanzen. Diese Versuche führte ich mit einer ganzen Reihe von Pflanzen aus der Familie der *Crassulaceen* durch, und zwar mit den Gattungen *Bryophyllum*, *Kalanchoe*, *Sedum*, *Crassula*, *Sempervivum*, *Echeveria*.

Mit einziger Ausnahme der Gattung *Kalanchoe* war es nicht möglich, ein Transplantat von *Bryophyllum* z. B. auf einer Unterlage von *Sedum*, *Sempervivum*, *Echeveria* oder *Crassula* zur Zellteilung oder gar zum Verwachsen anzuregen. Aber auch bei der Gattung *Kalanchoe* gelangen die Versuche nur mit einer einzigen Art, mit *Kalanchoe glandulosa*, was allerdings kaum zu verwundern ist. Der Unterschied zwischen *Kalanchoe* und *Bryophyllum* ist ja überhaupt nicht groß; ja von manchen Systematikern [1]) wird die Gattung *Bryophyllum* in die Gattung *Kalanchoe* einbezogen, und gerade *Kalanchoe glandulosa* steht der Gattung *Bryophyllum* äußerst nahe.

Über die positiven Ergebnisse dieser Versuche möchte ich zuerst berichten:

Kultur 118, $\frac{\textit{Bryophyllum crenatum}}{\textit{Kalanchoe glandulosa}}$ und $\frac{\textit{Kalanchoe glandulosa}}{\textit{Bryophyllum crenatum}}$, angelegt am 20. Januar, untersucht am 2. Februar, Alter also 13 Tage. Von der Blattoberseite von *Bryophyllum crenatum* und *Kalanchoe glandulosa* sind kleine elliptische Lamellen abgehoben worden, deren Durchmesser 7 und 10 mm betrugen. Die beiden Lamellen sind dann vertauscht und auf die fremde Unterlage gelegt worden. Zur Abdichtung wurde Paraffin verwendet. Der äußere Eindruck zeigt schon, daß Unterlage und Transplantat sich gut erhalten haben. Das bestätigen auch alle Schnitte. Das Transplantat ist in der Mitte 4 Zellschichten dick und wird nach dem Rande zu dünner. Der dünne einschichtige Rand ist vertrocknet. Er hat sich etwas nach oben gekrümmt und ist vom übrigen Transplantat durch je eine Teilungswand, die auch hier wieder radial, also rechtwinklig zur Epidermis durch drei Zellen

1) Engler, Die Pflanzenwelt Afrikas, 1905, Bd. III, S. 284.

verläuft und das Transplantat abschließt, getrennt. In der Unterlage hat sich am Rand ein 4wandiges Vernarbungsgewebe gebildet, dessen älteste nach außen gelegene Teilungswände verkorkt sind (Fig. 6). Weiter nach innen zu ist die Wandbildung geringer. In 9 von 32 Zellen, die in einem Schnitt durch das Transplantat zwischen den beiden Querstreifen des randständigen Vernarbungsgewebes gezählt werden, ist je eine tangentiale Teilung eingetreten; eine Zelle zeigt sogar zwei Wände. In der Unterlage sind je 2—4 Tangentialwände gebildet worden, doch in ziemlich unregelmäßiger Weise. In der einen Zelle ist oft nur eine Wand,

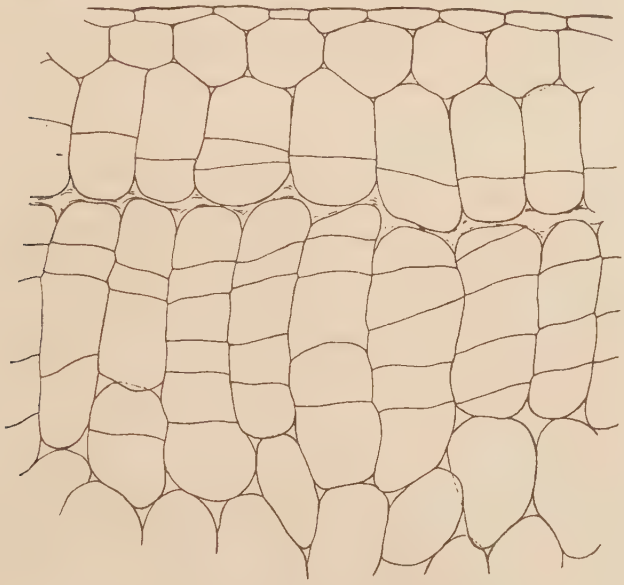

Fig. 6. Heteroplastische Transplantation.
Bryophyllum crenatum auf *Kalanchoe glandulosa*.

in der Nachbarzelle sind oft 4 Wände vorhanden. In keiner Tangentialwand läßt sich eine Verkorkung nachweisen.

Genau in der Mitte der Wundfläche zeigt sich auch eine reichliche Wandbildung; doch ist die Orientierung der Wände anders geworden. In der Unterlage läuft sie jetzt nicht mehr streng parallel zur Wunde, also tangential, sondern oft auch radial; die Zellen, in denen sich Teilungen einstellten, haben sich sehr stark in die Länge gestreckt, so daß sie fast wie Palisadenzellen aussehen. Auch sind die Teilungen in verschiedenen Lagen eingetreten. An manchen Stellen ist die Verwachsung so tadel-

los verlaufen, daß man nur an der Anhäufung der aus den durchschnittenen Zellen von *Bryophyllum crenatum* stammenden Chlorophyllkörner den Verlauf der Wundfläche erkennen kann.

In der Parallel-Kultur $\frac{\textit{Kalanchoe glandulosa}}{\textit{Bryophyllum crenatum}}$ zeigen sich im allgemeinen die gleichen Erscheinungen. Das Transplantat hat sich gut erhalten. Es ist durchweg turgeszent. Am Rande hat es sich durch ein verkorktes einwandiges Vernarbungsgewebe abgeschlossen, in der Mitte findet sich hin und wieder eine tangentiale Wand; meist ist es zu einer starken Vorwölbung der Zellen an der Wundfläche und zur Kallusbildung gekommen. Ähnlich ist das Ergebnis in der Unterlage. Am Rande haben sich regelmäßig je 2—3 Tangentialwände gebildet, von denen immer die obersten bis dahin verkorkt sind, wo sie an die rechtwinklig zu ihnen gestellten Teilungswände des Transplantats anstoßen. In der Mitte des Schnittes verlaufen die Wände nicht mehr streng tangential: einige sind schräg, andere radial gestellt. Es kommt auch hier zur Bildung isodiametrischer Zellen und zur vollständigen Verkittung der Wundflächen.

Dasselbe Ergebnis hatten auch die Transplantationsversuche $\frac{\textit{Kalanchoe glandulosa}}{\textit{Bryophyllum calycinum}}$ und $\frac{\textit{Bryophyllum calycinum}}{\textit{Kalanchoe glandulosa}}$. Wieder kam es am Rande des Transplantats zur Bildung eines einwandigen, radial verlaufenden Vernarbungsgewebes. Unter der Wundfläche traten hier und da tangentiale Teilungen auf. In der Unterlage wurde am Rande der Wundfläche ein Vernarbungsgewebe mit im Maximum 6 Tangentialwänden in einer Zelle gebildet. Gegen die Mitte zu wurden die Teilungen spärlicher; hier traten sich teilende Kallusblasen auf, die sich mit den ungeteilt bleibenden Kallusblasen des Transplantats verzahnten.

Ergebnislos waren, wie schon erwähnt, die Transplantationsversuche zwischen *Bryophyllum* und allen andern untersuchten Crassulaceen-Gattungen.

Von diesen Versuchen einige Beispiele:

$\frac{\textit{Sempervivum canariense}}{\textit{Bryophyllum calycinum}}$. Kultur 124, angelegt am 3. Februar, untersucht am 10. Februar, Alter also 7 Tage. Eine Lamelle von *Sempervivum* mit einem Durchmesser von 8—9 mm und einer Dicke von 4—6 Zellen ist auf die *Bryophyllum*-Unterlage über-

pflanzt worden. Wie sich bei der Untersuchung herausstellte, lag die Mitte des Transplantats dicht über einem längs verlaufenden Gefäßbündel. Trotzdem war in ihm keine einzige Wand aufgetreten. In der Unterlage hat sich ein 3—4wandiges Vernarbungsgewebe gebildet; die obersten Wände sind verkorkt, so daß ein vollständiger Abschluß gegen das Transplantat zustandegekommen ist.

$\frac{\textit{Bryophyllum calycinum}}{\textit{Sedum dendroideum}}$. Kultur 126, angelegt am 3. Februar, untersucht am 10. Februar, Alter also 7 Tage. Eine ziemlich große (9 × 9 mm) in der Mitte 7 Zellagen dicke Lamelle von *Sedum* ist auf *Bryophyllum* überpflanzt worden. Auch hier zeigt sich im Transplantat trotz seiner Größe und seines Stärkegehalts keine Wand. Auch sind nur noch wenige Zellen turgeszent. Die Unterlage hat sich aber mit je 3—4 Zellwänden, von denen die obersten verkorkt sind, gegen das Transplantat abgeschlossen.

$\frac{\textit{Crassula perfoliata}}{\textit{Bryophyllum calycinum}}$. Kultur 126, angelegt am 3. Februar, untersucht am 10. Februar, Alter also 7 Tage. Das dünne Transplantat ist noch vollständig turgeszent, doch hat sich in ihm keine Wand gebildet. Von den je drei Tangentialwänden der Unterlage ist die oberste verkorkt.

Das gleiche negative Resultat ergab sich bei folgenden Kombinationen: $\frac{\textit{Kalanchoe Welwitschii}}{\textit{Bryophyllum calycinum}}$, $\frac{\textit{Sempervivum canariense}}{\textit{Kalanchoe glandulosa}}$, $\frac{\textit{Sedum dendroideum}}{\textit{Kalanchoe glandulosa}}$.

In einer letzten Reihe von Versuchen wollte ich sehen, ob es möglich ist, bündellose Stücke eines Blattes auf die Blätter einer ganz fremden, einer anderen Familie angehörigen Art mit Erfolg zu überpflanzen. Ich wählte dazu Peperomien und *Bryophyllum* und *Kalanchoe*. Das negative Ergebnis war vorauszusehen.

Kultur 109, angelegt am 6. Januar, untersucht am 16. Januar, Alter also 10 Tage. Von einem Blatt von *P. incana* war eine ziemlich große (9 × 10 mm) und dicke (9 Zellagen) Lamelle des Schwammparenchyms abgehoben, sofort auf die gleich große Wundstelle von *Bryophyllum calycinum* gelegt und mit Paraffin abgedichtet worden. Nach 10 Tagen war jedes Transplantat tot; in der Unterlage hatte sich dagegen ein auffallend starkes Ver-

narbungsgewebe gebildet. In der Nähe des Gefäßbündels hatten sich drei hintereinanderliegende Zellschichten geteilt; in der äußersten Schicht waren vier Tangentialwände, die sämtlich verkorkt waren, entstanden, während die beiden darunterliegenden Zellschichten je eine Wand enthielten. Ein gleiches zeigte sich auch bei dem umgekehrten Versuch, wo die Transplantate von *Br. calycinum* auf der Unterlage von *P. incana* sämtlich abgestorben waren, während die Unterlage auch hier eine reichliche Bildung verkorkter Wände in den Zellen unter der Wundfläche zeigte.

Das gleiche negative Resultat ergaben auch Versuche mit *Br. calycinum* und anderen Peperomien, z. B. *P. magnoliaefolia* und *P. amplexicaulis*, ebenso alle Versuche mit *Kalanchoe glandulosa* und verschiedenen Peperomien.

Schließlich war das auch nicht weiter zu verwundern. Die Erfahrungen bei der Obstbaumveredlung und bei allen Transplantationsversuchen in Laboratorien haben ja gezeigt, daß eine wichtige Grundbedingung für das Verwachsen von Reis und Unterlage neben einer geeigneten Ernährung eine bestimmte Übereinstimmung in der Konstitution des Plasmas ist, die O. Hertwig[1]) als „vegetative Affinität", Oppel als „biochemische Übereinstimmung" bezeichnet. Waren die Gewebearten, die zur Aneinanderheilung gebracht werden sollten, hinsichtlich ihrer funktionellen Bedeutung auch gleich, so unterschieden sie sich in ihren konstitutionellen oder Arteigenschaften: es bestand eine „biochemische Differenz", und diese machte das Gelingen der Versuche unmöglich[2]). Transplantationen zwischen Piperaceen und Crassulaceen wären also, um mit Vöchting[3]) zu reden, disharmonisch. Das baldige Absterben der Transplantate ist wohl auf einen vergiftenden Einfluß seitens der Unterlage zurückzuführen. Allein auch diese dürfte durch Stoffe, die das Transplantat ausscheidet, geschädigt werden. Vielleicht steht damit der auffällige Abschluß im Zusammenhang, den die Unterlage jedesmal in Gestalt eines reich ausgebildeten Vernarbungsgewebes aufwies.

1) O. Hertwig, Allgemeine Biologie, 1909, S. 439.
2) O. Hertwig, a. a. O., S. 446.
3) Vöchting, a. a. O., S. 100.

IV. Zusammenfassung.

1. Die kleinsten Blattstücke verschiedener *Peperomia*-Arten und Crassulaceen (*Bryophyllum*, *Kalanchoe*, *Crassula*), die behufs Bildung eines Vernarbungsgewebes unter der Wundfläche noch zur Zellteilung schritten, hatten bei *Peperomia incana* eine Oberfläche von 3 × 3 mm, bei *Bryophyllum calycinum* eine solche von 1.5 × 1.5 mm. Diese Stückchen enthielten alle Gewebe der Blattspreite, insbesondere auch Gefäßbündel.

2. Wurden tangential gespaltene Blattstückchen nebeneinanderliegend kultiviert, so zeigte nur die bündelhaltige Lamelle Zellteilungen, nie aber die bündellose.

3. Wurden dagegen die bündellose und die bündelhaltige Lamelle aufeinandergelegt, so zeigten sich auch in der bündellosen tangentiale Zellteilungen, zuerst in unmittelbarer Nähe der Gefäßbündel der anderen Lamelle, später dann auch über die ganze Wundfläche hin.

4. Das gleiche Ergebnis hatten auch die Transplantationsversuche. Das bündellose Transplantat bildete regelmäßig tangentiale Wände, sobald es sich um Versuche mit Replantation, autoplastischer oder homoioplastischer Transplantation, in seltenen Fällen auch, sobald es sich um Versuche mit heteroplastischer Transplantation handelte.

5. War nach allen Versuchen die Anwesenheit von Gefäßbündeln unbedingt nötig zum Eintreten von Zellteilungen, so erschien von seinen beiden Teilen, dem Hadrom und Leptom, das letztere besonders wichtig. Es begünstigte in auffallender Weise die Zellteilung. In seiner Nähe traten die Teilungen zuerst auf; hier waren sie zahlreicher als an der Hadromseite. Transplantationsversuche gelangen besser auf der dem Leptom zugekehrten Unterseite des Blattes.

6. Die Zellteilungen im Dauergewebe der Blätter kommen also zustande durch das Zusammenwirken des Wundreizes und eines Reizstoffes, der in den Gefäßbündeln, wahrscheinlich in ihrem Leptom, gebildet wird. Meine Versuche bestätigen und erweitern somit die von Haberlandt bei der Kartoffel und den Stengelteilen einiger anderen Pflanzen erzielten Ergebnisse.

7. Der Reizstoff ist nicht arteigen. Er wirkt auch zwischen verwandten Arten, doch nur bei naher Verwandtschaft (z. B.

zwischen *Bryophyllum*-Arten, *Peperomia*-Arten), ja bisweilen sogar bei nahe verwandten Gattungen (z. B. *Bryophyllum calycinum*, *Br. crenatum* und *Kalanchoe glandulosa*). Er wirkt aber nie zwischen entfernter stehenden Gattungen und zwischen verschiedenen Familien (Piperaceen und Crassulaceen).

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1913 und 1914 im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin unter Leitung von Herrn Geh. Regierungsrat Prof. Dr. G. Haberlandt ausgeführt. Ich danke meinem hochverehrten Lehrer für die Anregung zu dieser Arbeit und das wohlwollende Interesse, das er ihr stets entgegenbrachte.

Meine Teilnahme am Kriege war Ursache, weshalb sich die Veröffentlichung meiner Untersuchungen so sehr verzögert hat.

Lebenslauf

Am 1. Juli 1887 wurde ich, Paul Hermann Wilhelm Lamprecht, als Sohn des Museumsbeamten Hermann Lamprecht und seiner Ehefrau Ida, geb. Necker, in Friedenau im Kreise Teltow geboren. Ich besuchte die Mittelschule in Schöneberg, die Seminarschule, die Präparandenanstalt und das Kgl. Seminar für Stadtschullehrer in Berlin. Hier bestand ich im Januar 1907 die Lehrerprüfung und bin seit dieser Zeit im Berliner Schuldienst tätig. Privatim bereitete ich mich zum Abiturium vor, das ich an der Gymnasialabteilung der Hohenzollernschule in Schöneberg bestand. Seit dem Winter-Semester 1911/12 studierte ich an der Kgl. Friedrich-Wilhelms-Universität Berlin.

Ich hörte Vorlesungen und nahm teil an den Übungen der Herrn Professoren: Benecke, Brauer, Claußen, Diels, Engler, Erdmann, v. Guttenberg, Haberlandt, Hesse, Heymons, Lasson, Lehmann-Filhés, Lindau, Nernst, Poll, Reinhardt, Riehl, Rubens, Rupp, F. E. Schulze, Schwarz, Stumpf, v. Wilamowitz-Möllendorff, Wittmack. Allen meinen verehrten Lehren, namentlich Herrn Geheimrat Haberlandt, bleibe ich stets zu großem Dank verpflichtet.

Die Promotionsprüfung bestand ich am 5. Januar 1917.